Über den Einfluß des Lichtes auf etiolierte Blätter.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät

der

Universität Leipzig

vorgelegt

von

Erich Schönfeld
aus Borna.

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

Breslau 1914.
Druck von R. Nischkowsky.

Erscheint auch in: Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Begründet von Professor Dr. Ferd. Cohn, herausgegeben von Dr. Felix Rosen, Band XII, Seite 351—412.

Angenommen von der III. Sektion auf Grund der Gutachten der Herren Pfeffer und Chun.

Leipzig, den 26. Februar 1914.

Der Procancellar.
Kirchner.

Meiner lieben Mutter

in Dankbarkeit gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547026_0137

Über den Einfluß des Lichtes auf etiolierte Blätter.

Von **Erich Schönfeld.**

Einleitung.

Die Erscheinungen des Etiolements sind schon seit mehr als 100 Jahren Gegenstand wissenschaftlicher Beobachtung und Untersuchung. Man unterscheidet hinsichtlich des Verhaltens der höheren Pflanzen im Dunkeln im großen und ganzen zwei Typen, den der Monokotyledonen und den der Dikotyledonen. Die Monokotyledonen treiben zumeist im Dunkeln lange Blätter und kurze, gestauchte Internodien. Die Dikotyledonen entwickeln kleine Blätter und übermäßig lange Internodien. Ausnahmen sind jedoch auf beiden Seiten vorhanden[1]).

Um die Ursachen für das verschiedene Verhalten der beiden Typen beim Etiolieren zu ergründen, sind besonders seit Sachs Arbeiten[2]) zahlreiche Versuche und Untersuchungen in mannigfacher Weise angestellt worden. Sachs und nach ihm viele andere[3]) führten auch nur den Endsproß einer grünen Pflanze in einen Dunkelraum und ließen ihn dort weiter wachsen. Batalin[4]) kultivierte die ganzen Pflanzen im Dunkeln, unterwarf sie jedoch täglich einer $1^1/_2$- bis 3stündigen Beleuchtung, wobei er ein Ergrünen der Pflanzen vermied. God-

---

[1]) Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Jena 1908, S. 369.

[2]) Sachs, Über den Einfluß des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane. Bot. Ztg., Bd. 21, 1863, Beilage. — Sachs, Wirkung des Lichtes auf die Blütenbildung unter Vermittlung der Laubblätter. Bot. Ztg. 1865, S. 117. — Vgl. ferner Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig 1874, und Ges. Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. I. Bd. Leipzig 1892.

[3]) Amelung, Über Etiolement. Flora 1894, S. 204. — C. Vogt, Über Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit. Inaug.-Diss. Erlangen 1898. — Téodoresco, Action indirecte de la lumière sur la tige et les feuilles. Revue générale de botanique. Bd. 11. 1899, S. 369. — Dubbels, Über den Einfluß der Dunkelheit auf die Ausbildung der Blätter und Ranken einiger Papilionaceen. Inaug.-Diss. Kiel 1904.

[4]) Batalin, Über die Wirkung des Lichtes auf die Entwicklung der Blätter. Bot. Ztg., Bd. 29, 1871. S. 669.

lewski[1]) läßt ebenfalls die Pflanzen ganz im Dunkeln wachsen, vergleicht sie dann aber nicht mit völlig unter normalen Bedingungen gewachsenen Pflanzen, sondern, um den Einfluß der Assimilation auszuschalten, mit solchen, die er im kohlensäurefreien Raum gezogen hat. Außerdem arbeitet er noch mit isolierten Organen. Wiesner[2]) endlich ändert die Wachstumsbedingungen durch verschieden hohen Feuchtigkeitsgehalt der Luft im Dunkelraum.

Einen ganz anderen Weg schlägt Ricôme[3]) ein. Er kultiviert Pflanzen im Dunkeln, bringt sie jedoch später dauernd ans Licht und vergleicht sie dann mit normalen, d. h. dem regelmäßigen Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzten Pflanzen. Seine Untersuchungen erstrecken sich auf Solanum tuberosum, Faba vulgaris, Ervum Lens, Ricinus communis, Perilla nankinensis, Sinapis alba, Cheiranthus Cheiri, Senecio Jacobaea. Er stellt fest, daß das Frisch- und Trockengewicht etioliert gewesener, späterhin ergrünter Pflanzen geringer ist, als das normaler, daß die Internodien am Licht ihr Wachstum einstellen und die dann zunächst gebildeten Internodien kürzer, die späteren gleich den normalen sind. Die Blätter verhalten sich verschieden. Die einen wachsen am Licht überhaupt nicht weiter, die andern wachsen weiter, erreichen aber nicht normale Größe. Schließlich hat Ricôme bei Solanum tuberosum, Ricinus communis, Ervum Lens und Faba vulgaris noch Blätter beobachtet, die auch weiter wachsen und am Ende des Versuches sogar die normalen Blätter in ihren Dimensionen übertreffen. In diesem Falle handelt es sich, wie er wenigstens für Solanum tuberosum angibt, um die Blätter, die zur Übergangszeit entweder im Dunkeln oder am Licht entstanden sind. Ricôme ist in seiner Arbeit nur auf diese Blätter eingegangen; etwas Näheres über das Verhalten der anderen findet sich bei ihm nicht.

Es wurde mir nun die Aufgabe gestellt, zu untersuchen,

> ob und inwieweit etiolierte Blätter nach dem Etiolement noch fähig sind, sich normal zu entwickeln; ob bei der Entwicklung nach dem Etiolement etwa von der normalen abweichende Blattformen auftreten, welcher Art diese dann sind, und wodurch sie hervorgerufen werden.

Mit anderen Worten, ich sollte feststellen, ob und wie das Licht das etiolierte Blatt formativ beeinflußt.

---

[1]) Godlewski, Zur Kenntnis der Ursachen der Formänderung etiolierter Pflanzen. Bot. Ztg., Bd. 37, 1879, S. 81.

[2]) Wiesner, Formänderungen von Pflanzen bei Kultur im absolut feuchten Raume und im Dunkeln. Ber. d. deut. bot. Ges. Bd. 9, 1891, S. 46.

[3]) Ricôme, Sur le développement des plantes étiolées ayant reverdi à la lumière. Compt. rend. Bd. 31, 1900; Ricôme, Action de la lumière sur des plantes préalablement étiolées. Revue générale de botanique. Bd. 14, 1902, S. 26.

Es handelte sich also zunächst darum, die auf die Gestalt und Größe der Blätter sich beziehenden Angaben Ricômes zu prüfen und eventuell durch andere Beispiele zu bestätigen, vor allem auch das Verhalten der etiolierten Blätter, die nach Ricôme nicht die normale Größe erreichen oder überhaupt nicht weiterwachsen, genauer zu untersuchen. Ferner war dann festzustellen, wovon das verschiedene Verhalten der Blätter abhängig ist.

Methodik.

Die Pflanzen können im Dunkeln nicht assimilieren und sind folglich in ihrer Ernährung nur auf die von Anfang an in ihnen steckenden Reservestoffe angewiesen. Es war daher zweckmäßig, bei meinen Versuchen stets von reservestoffreichen Samen oder von Knollen, Zwiebeln und Wurzelstöcken auszugehen, um so Pflanzen zu erzielen, die möglichst lange im Dunkeln wachsen können. Die Samen ließ ich in Wasser anquellen und in Sägespänen keimen. Sie wurden dann, ebenso wie die Knollen, Zwiebeln und Wurzelstöcke in Töpfe in Erde gesteckt. Die Töpfe einer Serie wurden bis auf einen, der als Vergleichsexemplar am Licht blieb, ins Dunkle gebracht, um später einer nach dem anderen nach einem mehr oder minder langen Etiolement wieder ans Licht zurückgenommen zu werden. Als Dunkelraum diente mir zunächst ein im Erdgeschoß des botanischen Instituts befindliches Dunkelzimmer, in dem für Durchlüftung gut gesorgt und der Türverschluß durch schwarze Filzleisten gut abgedichtet war. Späterhin verwendete ich einen mit doppelter Tür versehenen Dunkelschrank und einen in einem Dunkelzimmer stehenden Schrank. Außerdem gaben schwarze Pappzylinder gute kleine Dunkelräume ab. Sie wurden über Tonuntersetzer, in denen die Töpfe standen, gestülpt. Um den Rand wurden zum Abdichten schwarze Tücher gelegt.

In allen diesen Dunkelräumen machte sich jedoch eine Schwierigkeit bemerkbar. Der relative Feuchtigkeitsgehalt der Luft war zu groß gegenüber dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft am Standorte der Vergleichsexemplare. Die ersten aus dem Dunkeln ans Licht gebrachten und neben die Vergleichsexemplare gestellten Pflanzen gingen zugrunde, weil am neuen Standorte infolge des weit geringeren Feuchtigkeitsgehaltes der Luft plötzlich bedeutend stärkere Transpiration stattfand als im Dunkeln, so daß die Pflanzen das transpirierte Wasser nicht schnell genug zu ersetzen vermochten. Ich schaffte dadurch Abhilfe, daß ich in die Schränke und unter die Pappzylinder auf dem Ofen ausgetrocknete Backsteine legte und sie alle zwei Tage wechselte. So wurde der Feuchtigkeitsgehalt der Luft um durchschnittlich 20% herabgesetzt. Schließlich fand ich in einem unter dem Gewächshause

befindlichen Dunkelraum einen geeigneten Platz, wo ich meine Pflanzen unterbringen konnte, ohne irgendwelche Maßregeln zur Herabsetzung des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft anwenden zu müssen. Da der Raum genügende Größe hatte, wurden fortan sämtliche Pflanzen dort untergebracht.

Infolge des immerhin noch großen Transpirationsunterschiedes ertrugen jedoch die Pflanzen den Übergang von der Dunkelheit in direktes Licht nur schwer. Es wurde deshalb als Zwischenstufe durch Vorstellen geeigneter Schirme ein Raum hergestellt, in den keine direkten Strahlen fallen konnten, und in dem die Pflanzen einige Tage bleiben mußten, bevor sie in direktes Licht kamen. Die Vergleichsexemplare standen teils in dem an das botanische Institut angebauten kleinen Gewächshaus, teils in einem Gewächshause des botanischen Gartens.

Es war von vornherein zu erwarten, daß für das Verhalten der Blätter nach dem Etiolement die Wachstumsverteilung im Blatt und die Art und Weise, wie der Verlauf der Entwicklung unter normalen Bedingungen erfolgt, von Einfluß ist. Beides mußte also festgestellt werden. Ferner war zu beobachten, ob die Blätter beim Übergang der Pflanzen vom Dunkeln ins Licht bereits zu wachsen aufgehört hatten oder nicht. Zu dem Zwecke wurden sorgfältig gleichweit entfernte Tuschemarken an den jungen Blättern angebracht und deren Abstand während der Entwicklung des Blattes möglichst oft gemessen, bis das Blatt in allen Teilen ausgewachsen war. Diese sowie alle anderen Messungen wurden mit dem Maßstab oder mit dem Meßzirkel vorgenommen.

Im Laufe der Untersuchungen stellte es sich dann tatsächlich heraus, daß die Entwicklung des Blattes in engsten Beziehungen zu dem Verhalten nach dem Etiolement steht. Es ist deshalb wohl zweckmäßig, im folgenden die Pflanzen, deren Blätter gleiche Entwicklung zeigen, nebeneinander zu stellen. Ich werde also behandeln:

1. Einfache Dikotyledonenblätter mit basipetaler Entwicklung;
2. zusammengesetzte Dikotyledonenblätter
   a) mit basipetaler Entwicklung,
   b) „ akropetaler „
   c) „ ternierender „
3. Monokotyledonenblätter mit basipetaler Entwicklung.

Einfache Dikotyledonenblätter.

Zum ersten Versuch nahm ich den vielfach zum Etiolieren verwendeten Phaseolus multiflorus.

Die in Sägespänen gekeimten Samen wurden am 8. Mai 1912 in Töpfe gepflanzt. Ein Topf wurde am Licht belassen, die anderen sofort ins

Dunkle gebracht. Am 17. Mai wurde der erste Topf aus dem Dunkeln ins Licht zurückgesetzt; die anderen folgten später nacheinander. Die Beobachtungen erstreckten sich sowohl auf die einfachen, ganzrandigen Primärblätter als auch auf die einzelnen Blättchen der aus drei Fiedern zusammengesetzten Fiederblätter. Es wurde festgestellt, daß die Entwicklung sowohl der Primärblätter als auch der einzelnen Fiedern basalwärts erfolgt. Die interkalare Wachstumszone liegt also wie bei den „meisten sogenannten einfachen Blättern der Basis des Blattes genähert[1])." Die Länge der Blattspreite wurde längs der Mittelrippe von der Ansatzstelle am Stiel bis zur Spitze des Blattes gemessen, die Breite querüber senkrecht zur Mittelrippe.

Die erste Tabelle zeigt das Verhalten der Primärblätter. Hier, wie in allen folgenden Tabellen, stehen unter Nr. 0 die Messungen, die am normalen Vergleichsexemplar, d. h. an der dem regelmäßigen Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzten Pflanze, vorgenommen worden sind. Unter Nr. 1, Nr. 2, Nr. 3 usf. folgen dann die Größen der etioliert gewesenen Pflanzen, wie sie der Reihe nach ans Licht zurückgebracht wurden. Nr. 1 ist also das erste Exemplar, das ans Licht kommt, und zwar wird es nach 9 Tagen, also am 17. V., aus dem Dunkelraum herausgenommen, um von jetzt ab dauernd am Licht zu bleiben. Am gleichen Tage werden zum ersten Male seine Maße mit denen des normalen Vergleichsexemplares verglichen. Nr. 2 wird erst am 21. V. ans Licht gebracht und an diesem Tage zum ersten Male gemessen. Am 4. VI. folgt dann Nr. 3. Die Größen sind hier wie in allen folgenden Tabellen in Millimetern angegeben.

Tabelle I.

Primärblätter von Phaseolus multiflorus.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fett gedruckt. Beginn des Versuches am 8. Mai 1912. Die Bohnen wurden in 5 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normales Vergleichs-exemplar	Nr. 1 bleibt 9 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 13 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 27 Tage im Dunkeln	Nr. 4 bleibt 37 Tage im Dunkeln
Nach 9 Tagen, am 17. V., ist die Länge d. Stieles	71	65 Wachstum bereits eingestellt, kommt jetzt ans Licht			
die Länge der Spreite	115	29			
die Breite der Spreite	89	25			

[1]) Sonntag, Über Dauer des Scheitelwachstums und Entwicklungsgeschichte des Blattes. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 18, 1887, S. 244 u. 246.

	Nr. 0 normales Vergleichs-exemplar	Nr. 1 bleibt 9 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 13 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 27 Tage im Dunkeln	Nr. 4 bleibt 34 Tage i. Dunkeln
Nach 13 Tagen, am 21. V., ist die Länge d. Stieles	74	68	86		
die Länge der Spreite	121	91	34		
die Breite der Spreite	93	89	29		
		ist vollkommen ergrünt	Wachstum eingestellt, kommt jetzt ans Licht		
Nach 27 Tagen, am 4. VI., ist die Länge d. Stieles	74	68	92	130	
die Länge der Spreite	121	91	68	34	
die Breite der Spreite	93	89	71	29	
			ist vollkommen ergrünt	Wachstum eingestellt, kommt jetzt ans Licht	
Nach 34 Tagen, am 11. VI.	—	—	—	Blätter beginnen braun zu werden u. abzusterben, ohne zuvor ergrünt od. gewachsen zu sein	Primärblätter abgefallen.

Aus der Tabelle geht hervor, daß die Länge der Spreite bei den etiolierten Blättern nach dem Etiolement nicht in dem Maße zunimmt, wie die Breite. Das Verhältnis von Länge zu Breite ausgewachsener normaler Blätter ist nun nahezu konstant. Durch dieses Verhältnis wird die Form des Blattes bestimmt. Eine Änderung des Verhältnisses bedeutet also gleichzeitig eine Änderung der Blattgestalt. Aus den angegebenen Zahlen ergibt sich nun als Verhältnis von Blattlänge zu Blattbreite bei den ausgewachsenen Blättern

Nr. 0 Nr. 1 Nr. 2 Nr. 3 (etioliert)
1,301 : 1, 1,022 : 1, 0,958 : 1, 1,179 : 1.

Die wieder ergrünten Blätter besitzen also eine relativ größere Breite als die normalen. (Vgl. Fig. 1—3, Seite 7.)

Die Primärblätter von Nr. 3 konnten am Licht nicht weiter zur Entwicklung gebracht werden. Ohne zu ergrünen und zu wachsen begannen sie am 14. Juni sich zu bräunen und abzusterben.

Genau so wie die Primärblätter verhalten sich hinsichtlich der Spreite auch die einzelnen Fiederblättchen. Tabelle II gibt das Verhalten des Endblattes des ersten Fiederblattes wieder.

Tabelle II.

Endfieder des 1. Fiederblattes von Phaseolus multiflorus.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches

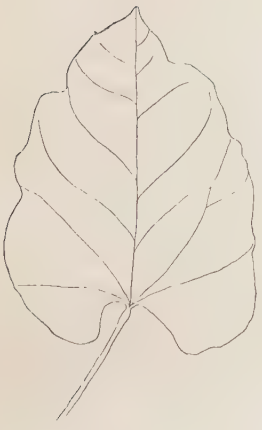

Fig. 1.
Primärblatt einer normalen Pflanze von Phaseolus multiflorus.

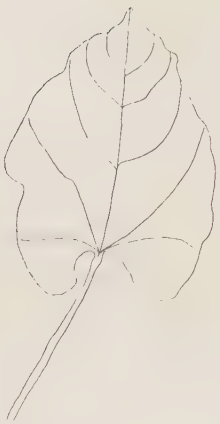

Fig. 2.
Primärblatt einer Pflanze, die 9 Tage im Dunkeln u. dann am Licht war.

Fig. 3.
Primärblatt einer Pflanze, die 13 Tage im Dunkeln u. dann am Licht war.

am 8. V. 1912. Die Bohnen wurden in 5 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 9 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 13 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 27 Tage im Dunkeln	Nr. 4 bleibt 37 Tage im Dunkeln
Nach 9 Tagen, am 17. V., ist die Länge der Spreite	59	10 Wachstum noch nicht eingestellt, kommt			
die Breite der Spreite	38	6 jetzt ans Licht			
Nach 13 Tagen, am 21. V., ist die Länge der Spreite	80	59 ist vollkommen ergrünt	13 Wachstum bereits eingestellt, kommt		
die Breite der Spreite	46	36	8 jetzt ans Licht		
Nach 27 Tagen, am 4. VI., ist die Länge der Spreite	89	65	44 ist vollkommen ergrünt	13 Wachstum eingestellt, kommt	
die Breite der Spreite	53	46	27	8 jetzt ans Licht	
Nach 37 Tagen, am 14. VI., ist die Länge der Spreite	89	69	53	15 vollkommen ergrünt	13 Wachstum eingestellt, kommt
die Breite der Spreite	53	47	34	18	8 jetzt ans Licht

Der Kürze halber gebe ich für die Endfieder des zweiten Fiederblattes nur die letzte Messung und das Verhältnis von Länge zu Breite wieder. (Vgl. Fig. 4—7.)

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 4: Fiederblatt einer normalen Pflanze von Phaseolus multiflorus.
Fig. 5: Fiederblatt einer Pflanze, die 9 Tage im Dunkeln und dann am Licht war.
Fig. 6: „ „ „ „ 13 „ „ „ „ „ „ „ „
Fig. 7: „ „ „ „ 27 „ „ „ „ „ „ „ „

Tabelle III.

Endfieder des 2. Fiederblattes von Phaseolus multiflorus.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 16. Januar 1913. Die Bohnen wurden in 5 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normales Vergleichs-exemplar	Nr. 1 9 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 2 13 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 3 27 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 4 37 Tage im Dunkeln
Nach 37 Tagen, am 14. VI., ist die Länge der Fieder	**97**	**78**	**57**	**38**	13
die Breite der Fieder	**61**	**53**	**43**	**43**	8
das Verhältnis v. Länge : Breite	1,598 : 1	1,471 : 1	1,357 : 1	0,884 : 1	1,625 : 1

Eine Angabe Ricômes[1]), nach der Blätter von Phaseoluspflanzen, die während des Sommers im Dunkeln kultiviert wurden, normale Entwicklung zeigten, kann ich nach meinen Beobachtungen nicht bestätigen.

Merkwürdig ist das Verhalten des Blattstieles der Primärblätter. Solange die Blattspreite im Dunkeln noch wächst, bleibt er klein, d. h. er erreicht bei weitem noch nicht die normale Größe. Hat jedoch die Spreite ihr Wachstum eingestellt, so beginnt der Stiel mächtig zu wachsen und übertrifft schließlich die Größe eines normalen ganz

[1]) Ricôme, a. a. O., S. 26.

bedeutend. Werden die Pflanzen ans Licht gebracht, so erfährt der Blattstiel noch eine, wenn auch nicht so starke Verlängerung, sowohl wenn er kleiner, als auch wenn er größer ist als der normale.

Der nächste Versuch wurde mit einer ostasiatischen Cucurbitacee angestellt, nämlich mit

Actinostemma paniculata.

Die Blätter sind spitz gelappt und lang gestielt, jedoch erst vom vierten Blatt an. Das erste Blatt ist schuppenartig und ganzrandig. Beim zweiten und dritten treten bereits die Spitzen der einzelnen Lappen hervor. Die Entwicklung der Blätter erfolgt wie bei allen Cucurbitaceen[1]) basipetal. Der Versuch währte vom 21. Februar 1913 bis 14. Mai. Aus Tabelle IV geht das Verhalten der Blätter hervor. Die hier angegebenen Messungen beziehen sich auf das 6. Blatt.

Tabelle IV.

6. Blatt von Actinostemma paniculata.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 21. Februar 1913. Die Knollen wurden in 5 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 21 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 24 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 32 Tage im Dunkeln	Nr. 4 bleibt 82 Tage im Dunkeln
Nach 21 Tagen, am 14. III., ist die Länge d. Stieles	**2**	2 hat das Wachstum noch nicht ganz eingestellt, kommt jetzt ans Licht			
die Länge der Spreite	**7**	5			
die Breite der Spreite	**5**	5			
Nach 24 Tagen, am 17. III., ist die Länge d. Stieles	**2**	2 ist vollkommen ergrünt	2 hat das Wachstum eingestellt, kommt jetzt ans Licht		
die Länge der Spreite	**9**	5	5,5		
die Breite der Spreite	**6**	5	5		
Nach 32 Tagen, am 25. III., ist die Länge d. Stieles	**8**	**3**	**4** ist vollkommen ergrünt	3,5 hat das Wachstum eingestellt, kommt jetzt ans Licht	
die Länge der Spreite	**17**	**6**	**6**	6	
die Breite der Spreite	**16**	**7**	**7**		

[1]) Prantl, Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter, insbesondere der Dikotylen. Ber. d. deut. bot. Ges., Bd. I. 1883, S. 282.

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 21 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 24 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 32 Tage im Dunkeln	Nr. 4 bleibt 82 Tage im Dunkeln
Nach 82 Tagen, am 14. V., ist die Länge d. Stieles	46	19	6	ist nach 18 Tagen abgestorben, ohne zuvor entfaltet, ergrünt od. gewachsen zu sein	3,5 hat das Wachstum eingestellt
die Länge der Spreite	50	15	8		6 hat das Wachstum eingestellt
die Breite der Spreite	47	22	12		5,5

Das Verhältnis von Blattlänge zu Blattbreite ist also am Ende des Versuches

Nr. 0	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3 (etioliert)
1,072 : 1,	0,682 : 1,	0,667 : 1,	1,09 : 1

Das siebente Blatt besitzt am 14. Mai folgende Maße:

Tabelle V.

7. Blatt von Actinostemma paniculata.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 21. Februar 1913. Die Knollen wurden in 5 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 21 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 2 24 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 3 32 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 4 82 Tage im Dunkeln
Nach 82 Tagen, am 14. V., ist die Länge d. Stieles	51	14 hatte das Wachstum noch nicht ganz eingestellt	9 hatte das Wachstum ganz eingestellt	3 ist ergrünt, aber nicht weitergewachsen	ist, ohne entfaltet, ergrünt oder gewachsen zu sein, abgestorben
die Länge der Spreite	55	13	9	6	
die Breite der Spreite	50	18	14	6	

Hier ergibt das Verhältnis von Länge zu Breite

Nr. 0	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3 (etioliert)
1,1 : 1,	0,722 : 1,	0,643 : 1,	1 : 1

Die etioliert gewesenen Blätter zeigen hier also auch relativ größere Breite als die normalen. Ihre Breite übertrifft sogar die Länge. Wie die Fig. 8—15 (siehe Seite 11) zeigen, treten außerdem die Spitzen der einzelnen Lappen bei weitem nicht so scharf hervor wie bei dem normalen Blatt.

Die entsprechenden Blätter von Nr. 4 hielten sich 16 Tage lang lebend am Licht ohne zu ergrünen, ohne sich zu entfalten und ohne

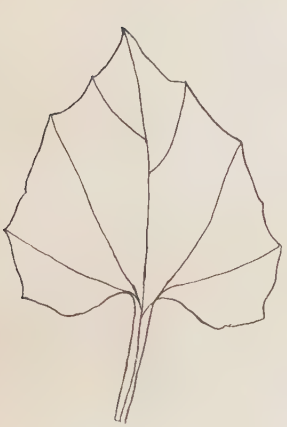

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

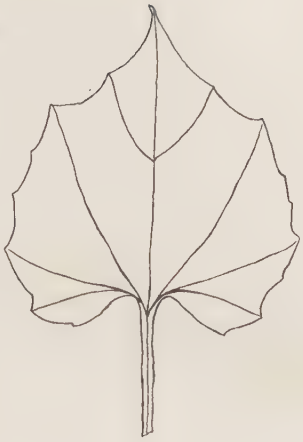

Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 8: 6. Blatt einer normalen Pflanze von Actinostemma paniculata.
„ 9: 6. „ „ Pflanze, die 21 Tage im Dunkeln und dann am Licht war.
„ 10: 6. „ „ „ „ 24 „ „ „ „ „ „ „ „
„ 11: 6. „ „ „ „ 32 „ „ „ stand.
„ 12: 7. „ „ normalen Pflanze von Actinostemma paniculata.
„ 13: 7. „ „ Pflanze, die 21 Tage im Dunkeln und dann am Licht war.
„ 14: 7. „ „ „ „ 24 „ „ „ „ „ „ „ „
„ 15: 7. „ „ „ „ 32 „ „ „ stand.

zu wachsen. Dann begannen sie braun zu werden und abzusterben. Das nächstjüngere Blatt, das achte also, vermochte wohl zu ergrünen, aber nicht mehr zu wachsen. Erst vom 9. Blatt ab zeigte sich wieder Wachstum.

Die ersten 5 Blätter von Topf 3 waren zwar alle noch ergrünt, doch konnte ein Wachstum nur bei dem 5. konstatiert werden.

Der Blattstiel bleibt im Dunkeln klein und vermag auch später am Licht die normale Größe bei weitem nicht zu erreichen. Ebenso erreichen auch die im Dunkeln gebildeten, in den Blattachseln auftretenden Ranken niemals normale Länge.

Sowohl hinsichtlich des Verhaltens der Spreite als auch des Blattstieles stimmt

Helianthus tuberosus

mit Actinostemma paniculata überein. Die Blätter von Helianthus tuberosus sind langgestielt, spitz-eiförmig, grob gezähnt. Ihre Entwicklung erfolgt basipetal. — Die Knollen wurden am 3. April 1913 in Töpfe gepflanzt und gleich ins Dunkle gestellt. Am 17. Mai wurde der erste Topf ans Licht zurückgebracht, am 15. Juli der ganze Versuch beendet. Die Größenverhältnisse des 4. Blattes waren am Ende des Versuches:

Tabelle VI.

4. Blatt von Helianthus tuberosus.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 20. April 1913. Die Knollen wurden in 5 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 27 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 2 41 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 3 56 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 4 86 Tage im Dunkeln
Nach 86 Tagen, am 15. VII., ist die Länge d. Stieles	81	50 hatte das Wachstum	33 hatte das Wachstum	32 hatte das Wachstum	32
die Länge der Spreite	168	108 noch nicht eingestellt	92 eingestellt	33 eingestellt	24
die Breite der Spreite	78	60	55	25	10

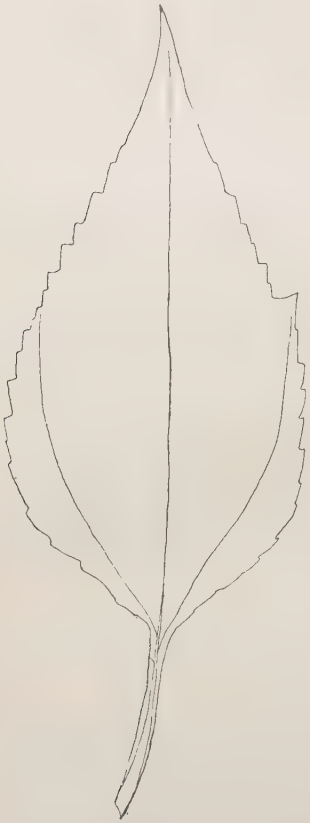

Fig. 16.

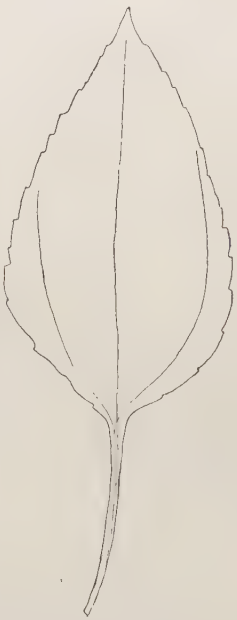

Fig 17.

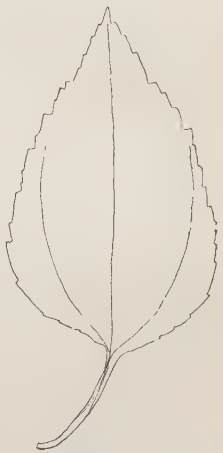

Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 16: Normales Blatt von Helianthus tuberosus.
„ 17: Blatt einer Pflanze, die 27 Tage im Dunkeln und dann am Licht war.
„ 18: „ „ „ „ 41 „ „ „ „ „ „ „ „
„ 19: „ „ „ „ 56 „ „ „ „ „ „ „ „
„ 20: etioliertes Blatt.

Als Verhältnis von Länge zu Breite ergibt sich

Nr. 0	Nr. 1	Nr. 2	Nr 3	Nr. 4 (etioliert)
2,154 : 1,	1,8 : 1,	1,673 : 1,	1,32 : 1,	2,4 : 1

Die etioliert gewesenen Blätter sind auch hier wieder relativ breiter (vgl. Fig. 16—20, siehe S. 12). Außerdem kann man beobachten, daß die sonst ziemlich scharf hervortretenden Zähne nur sehr mangelhaft ausgebildet sind.

Die Blätter von Nr. 2 und Nr. 3 hatten, bevor die Pflanzen ans Licht gebracht wurden, das Wachstum schon eingestellt. Ihre Länge betrug 24 mm, ihre Breite 10 mm. Die Ränder der Blätter waren im Dunkeln nach oben gebogen. Am Licht entfalteten sie sich jedoch vollkommen.

Die ersten Blätter waren zum Teil schon im Dunkeln abgestorben, zum Teil vermochten sie am Licht weder zu ergrünen noch weiter zu wachsen und gingen nach 11 Tagen zugrunde.

Der Blattstiel erreichte die normale Größe nie.

Den beiden soeben besprochenen Pflanzen schließt sich

Salvia patens

an. Der Versuch dauerte vom 21. Februar 1913 bis 29. April. Die Pflanzen wurden aus Wurzelstöcken gezogen. Die Blätter sind lang gestielt, eiförmig, am Rande fein gekerbt. Ihre Entwicklung erfolgt basalwärts. Im Dunkeln erreichen die Blätter eine Länge von höchstens 4 mm und eine Breite von höchstens 2,5 mm. Die Ränder der Blätter sind hier etwas nach oben gebogen.

Am Ende des Versuches zeigten sich folgende Größen:

Tabelle VII.

Blatt von Salvia patens.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 21. Februar 1913. Die Wurzelstöcke wurden in 6 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 15 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 2 26 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 3 39 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 4 48 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 5 67 Tage i. Dunkeln
Nach 67 Tagen, am 29. IV., ist die Länge d. Stieles	**26**	**19** hatte das Wachstum noch nicht eingestellt	**16** hatte das Wachstum eingestellt	**12** hatte das Wachstum eingestellt	**8** hatte das Wachstum eingestellt	5
die Länge der Spreite	**37**	**27**	**18**	**9**	**6**	4
die Breite der Spreite	**23**	**17**	**22**	**6,5**	**5**	2,5

Das Verhältnis von Länge zu Breite ist demnach

Nr. 0	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 4	Nr. 5
1,609 : 1,	1,588 : 1,	1,5 : 1,	1,384 : 1,	1,2 : 1,	1,6 : 1 (etioliert)

Die etioliert gewesenen Blätter ergeben also wiederum relativ größere Breite.

Die älteren etiolierten Blätter vermochten am Licht weder zu ergrünen, noch weiter zu wachsen. Sie starben nach etwa 8 Tagen ab.

Der Blattstiel erreicht im Dunkeln und auch späterhin nicht die normale Größe. Anders ist das bei

Mirabilis Jalapa.

Die Blätter sind spitz, herzförmig, ganzrandig und entwickeln sich basipetal. Der Versuch dauerte vom 19. April 1913 bis 15. Juni. Die Pflanzen wurden aus Knollen gezogen.

Die endgültigen Größen entsprechender Blätter betrugen

Tabelle VIII.

Blatt von Mirabilis Jalapa.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 19. April 1913. Die Knollen wurden in Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 36 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 2 47 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 3 57 Tage im Dunkeln
Nach 57 Tagen, am 15. VI., ist die Länge des Stieles	20	**20** hatte das	**11** hatte das	6 hat das
die Länge der Spreite . .	71	**32** Wachstum	**25** Wachstum	13 Wachstum
die Breite der Spreite . .	41	**27** eingestellt	**23** eingestellt	7 eingestellt

Als Verhältnis von Länge zu Breite ergibt sich demnach

Nr. 0 Nr. 1 Nr. 2 Nr. 3

1,732 : 1, 1,185 : 1, 1,086 : 1, 1,857 : 1 (etioliert).

Hier ist also auch wieder relativ größere Breite der etioliert gewesenen Blätter zu verzeichnen. (Vgl. Fig. 21—24, siehe S. 15).

Die Blätter unter Nr. 1 und Nr. 2 hatten, bevor sie ans Licht kamen, das Wachstum bereits eingestellt. Ihre Größe entsprach der unter Nr. 3. Die Ränder der etiolierten Blätter waren nach oben gebogen, bildeten später aber am Licht mit der gesamten Blattfläche eine Ebene.

Die älteren etiolierten Blätter fielen, ohne ergrünt oder weiter gewachsen zu sein, einige Tage nach dem Beleuchtungswechsel ab. Der Blattstiel, der im Dunkeln kleiner bleibt, hat hier bei Nr. 1 am Licht noch die normale Größe erreichen können.

Von den bisher besprochenen Pflanzen weicht

Beta vulgaris

wesentlich ab. Die Rüben wurden am 17. Februar 1913 in Töpfe gepflanzt. Sie treiben bekanntlich vor dem Blütenschaft eine ganze

Fig. 21. Fig. 22. Fig. 23. Fig. 24.

Fig. 21: Normales Blatt von Mirabilis Jalapa.
„ 22: Blatt einer Pflanze, die 36 Tage im Dunkeln und dann am Licht war.
„ 23: „ „ „ „ 47 „ „ „ „ „ „ „ „
„ 24: etioliertes Blatt.

Anzahl grundständiger, rosettenartig angeordneter Blätter, die „lang gestielt, eiförmig, stumpf, am Grunde etwas herzförmig, am Rande meist wellig“ sind. Die Blattspreite zieht sich jedoch in Form von Flügeln noch lang am Stiel herunter und geht so erst allmählich in ihn über. Die Blätter entwickeln sich basipetal.

Bekanntlich bildet Beta vulgaris hinsichtlich der Erscheinungen des Etiolements eine Ausnahme. Die Blätter erreichen im Dunkeln eine ziemlich beträchtliche Größe, die mitunter der normalen verhältnißmäßig nahekommt. Die folgende Tabelle veranschaulicht das Verhalten der Blätter beim angestellten Versuche.

Tabelle IX.

Grundständiges Blatt von Beta vulgaris.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 27. Februar 1913. Die Rüben wurden in 4 Töpfen gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 23 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 27 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 60 Tage im Dunkeln
Nach 23 Tagen, am 22. III., ist die Länge der Spreite . . .	–	hat das Wachstum noch nicht eingestellt, kommt jetzt ans Licht	–	
	94,5	77		
die Breite der Spreite	**45**	26		

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 23 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 27 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 60 Tage im Dunkeln
Nach 27 Tagen, am 26. III., ist die Länge der Spreite . . .	103	81 vollkommen ergrünt	91 hat das Wachstum eingestellt, kommt jetzt ans Licht	
die Breite der Spreite	51	26	39	
Nach 60 Tagen, am 28. IV., ist die Länge der Spreite . . .	108	87	98 vollkommen ergrünt, aber nicht gleichmäßig	90 hat das Wachstum eingestellt
die Breite der Spreite	63	28	42	42

Beta vulgaris schließt sich demnach den vorher besprochenen Pflanzen nicht an. Denn die Blattspreite der etiolierten Blätter ist und bleibt auch am Licht bedeutend schmaler.

Wie oben erwähnt, geht die Blattspreite nur allmählich in den ziemlich breiten Stiel über. Faßt man nun einmal Spreite und Stiel als ein Ganzes auf, so beobachtet man ein Verhalten, wie wir es noch später für die parallel-nervigen Blätter der Monokotyledonen kennen lernen werden. Das Gesamtblatt zeigt im Dunkeln nämlich ein weit rascheres Längenwachstum und übertrifft so schließlich das normale Blatt in der Länge ganz gewaltig, während die Breite weit zurückbleibt. Die Gesamtlängen der Blätter waren folgende:

Tabelle X.

Grundständiges Blatt von Beta vulgaris.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 27. Februar 1913. Die Rüben wurden in 4 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 23 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 27 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 60 Tage im Dunkeln
Nach 23 Tagen, am 22. III., ist die Länge des Gesamtblattes .	153	175 kommt jetzt ans Licht		
Nach 27 Tagen, am 26. III., ist die Länge des Gesamtblattes .	179	181 vollkommen ergrünt	219 kommt jetzt ans Licht	
Nach 60 Tagen, am 28. IV., ist die Länge des Gesamtblattes .	236	190	245 vollkommen ergrünt, aber nicht gleichmäßig	283

Die Tabelle zeigt auch, daß das Wachstum der etiolierten Blätter, sobald sie ans Licht gebracht werden, bedeutend langsamer wird, ja sogar bedeutend langsamer als das der normalen.

Übrigens stellt auch Carl Kraus hinsichtlich der Wachstumsverhältnisse von Blättern und Internodien die Rüben mit den Monokotylen zusammen[1]).

Die Ränder der älteren etiolierten Blätter waren oft nach unten zurückgebogen und blieben es später auch am Licht. Diese Blätter ergrünten auch nicht gleichmäßig, sondern zeigten ein gefleckes Aussehen. Hell- und dunkelgrüne Flecken wechselten regellos miteinander ab.

Schließlich sei hier noch in aller Kürze zweier Versuche gedacht, die infolge des geringen Gehalts an Reservestoffen im Samen ergebnislos verliefen: mit Brassica Napus und Sinapis alba. Beide Pflanzen entwickeln nämlich im Dunkeln außer den Kotyledonen überhaupt keine Blätter mehr, und schon die Kotyledonen erreichen im Dunkeln nicht die normale Größe. Werden die Pflanzen dann ans Licht gebracht, so ergrünen die Keimblätter und wachsen noch ein wenig. Nach längerem Etiolement jedoch halten sie sich bis zu 11 Tagen unverändert, lebend am Licht. Dann beginnen sie abzusterben.

Die Blätter der bisher besprochenen Pflanzen, mit Ausnahme von Beta vulgaris, haben das gemeinsam, daß sie alle einfache Blätter sind, daß sie, wie wohl die meisten einfachen Blätter[2]), basipetale Entwicklung zeigen, und schließlich, daß die etioliert gewesenen am Ende des Versuches relativ größere Breite als die normalen aufwiesen.

Aus der Beschreibung der Versuche geht hervor, daß die etiolierten Blätter in dem Augenblick, in dem die Pflanzen ans Licht gebracht wurden, entweder im Dunkeln noch nicht aufgehört hatten zu wachsen, oder aber ihr Wachstum schon eingestellt hatten. Die ersteren nähern sich schließlich am Licht hinsichtlich Form und Größe den normalen am meisten, wenn sie auch in den beschriebenen Fällen niemals ganz die normale Ausdehnung erreichten. Die letzteren hingegen sind es, die am Licht die abnormalen Formen ergeben, d. h. die in ihrer Spreite absolut oder relativ größere Breite als Länge erzielen. Die Tatsache, daß diese Blätter am Licht überhaupt noch derartige Veränderungen aufweisen, liefert uns aber bereits ein wichtiges Ergebnis:

> Das Sonnenlicht vermag Blätter, die im Dunkeln ihr Wachstum bereits eingestellt haben, von neuem zum Wachsen anzuregen.

Aus den Versuchen geht aber weiter hervor, daß auch die Blätter, die im Dunkeln ihr Wachstum schon eingestellt haben, sich nicht ganz gleich verhalten. Bei Phaseolus multiflorus zeigt z. B. das

---

[1]) Carl Kraus, Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Flora 1875. S. 346.
[2]) Sonntag, a. a. O. S. 246.

Primärblatt einer Pflanze, die neun Tage im Dunkeln geblieben war, am Ende des Versuches nur relativ größere Breite als Länge, während das einer anderen Pflanze, die 13 Tage im Dunkeln geweilt hatte, absolut größere Breite aufweist. Genau so ist es mit den Fiederblättchen von Phaseolus multiflorus. Bei den anderen Pflanzen schwankt die vorhandene, relativ oder absolut größere Breite, und zwar so, daß stets die Blätter, die einem längeren Etiolement unterworfen waren, auch die größere Breite besitzen. Weiterhin kamen auch solche Blätter vor, die am Licht überhaupt nicht weiter wuchsen, z. T. jedoch ergrünten, während die anderen sich längere Zeit — bis 18 Tage — unverändert, also ohne zu ergrünen, lebend am Licht erhielten und dann langsam abstarben[1]).

Die Blätter zeigen, wie bereits erwähnt, alle basipetale Entwicklung, d. h. sie wachsen anfangs in ihrer ganzen Ausdehnung, hören jedoch bald an der Spitze zu wachsen auf, und von der Spitze setzt sich dann das Einstellen des Wachstums nach und nach bis zu der der Blattbasis genähert liegenden interkalaren Wachstumszone fort. Hier, wo das Wachstum am stärksten ist, hält es auch am längsten an. Bringt man an einem solchen Blatt frühzeitig längs der Mittelrippe Tuschemarken in gleichen Abständen an, so rücken diese also an der Basis am weitesten auseinander, während sie an der Spitze sich nur sehr wenig voneinander entfernen, oder aber, wenn die Spitze schon ausgewachsen ist, in der gleichen Entfernung bleiben. (Vgl. Fig. 25.)

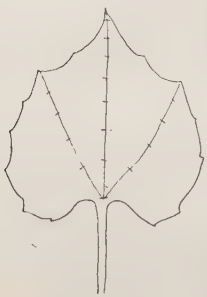

Fig. 25.

Genau so, wie nun im normalen Blatt die Wachstumsfähigkeit der einzelnen Zonen erlischt, geht sie auch bei dem etiolierten Blatt verloren. Wir haben aber oben gesehen, daß ein etioliertes Blatt, das in seiner ganzen Ausdehnung das Wachstum eingestellt hat, durch das Licht wieder zum Wachsen angeregt werden kann. Es werden nun die Zonen, die zuletzt das Wachstum eingestellt haben, am ehesten und besten befähigt sein, es wieder aufzunehmen. Nach der Spitze des Blattes hin wird diese Fähigkeit abnehmen, so daß also die Spitze selbst auch relativ am wenigsten wieder wachsen wird. Verharrt das Blatt noch längere Zeit im Dunkeln, nachdem es schon sein Wachstum eingestellt hat, so geht ihm aber allmählich auch die Fähigkeit verloren, am Licht das Wachstum wieder aufzunehmen; das geschieht dann wieder von der Spitze nach der Basis zu.

---

[1]) Daß diese Blätter noch lebend waren, wurde durch Plasmolyse mit 5prozentigem Kalisalpeter festgestellt.

Kommt nun ein etioliertes Blatt ins Licht in dem Augenblick, wo die Spitze und die nächstfolgenden Zonen bis etwa zur Mitte oder noch darüber hinaus die Fähigkeit, das Wachstum wieder aufzunehmen, verloren haben, so findet nur an der Basis Wachstum statt. Es sind dann gewissermaßen zwei feste Zonen vorhanden, die eine an der Spitze des Blattes, die andere an der Ansatzstelle am Stiele. Zwischen beide schiebt nun die interkalare Wachstumszone neue Zellreihen mit Gewalt ein oder ihre Zellen strecken sich und führen so eine Vergrößerung herbei. Das Blatt wächst also sozusagen mehr nach dem Blattstiele hin. Es ist klar, daß sich daraus schließlich eine abnormale Form des ganzen Gebildes ergeben muß. Die Ränder des Blattes werden nach außen gedrängt, der Winkel, den die Ränder an der Spitze bilden, wird abgestumpft, das ganze Blatt erhält eine relativ breitere Form. Je mehr die Länge der Wachstumszone gegenüber ihrer Breite zurückbleibt, um so mehr werden die Ränder des Blattes vorgewölbt, um so stumpfer wird der Winkel, um so breiter die Form des ganzen Blattes.

Wir können die Wirkung der interkalaren Wachstumszone etwa mit einem Keil vergleichen, den wir in irgend einen Gegenstand, etwa in einen Würfel, eintreiben. (Vgl. Fig. 26 u. 27.) Die Ränder des Würfels werden durch die Wirkung des Keiles nach außen vorgewölbt. Der rechte Winkel, den die einzelnen Kanten miteinander bilden, wird abgestumpft. Je stärker der Keil, desto mehr werden die Ränder vorgewölbt, desto stumpfer wird der von den Kanten gebildete Winkel.

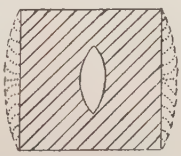

Fig. 26.

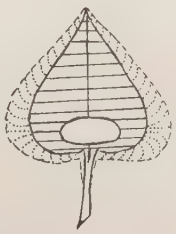

Fig. 27.

Zweifellos spielt sich der ganze Prozeß, wie er hier durch den Versuch hervorgerufen worden ist, in ähnlicher Weise auch oft in der freien Natur ab. Durch den Laubfall oder durch Überwerfen von Erde und irgendwelche andere Dinge oder durch das Umackern der Felder gelangen oft Samen in ziemliche Tiefe. Die Keimpflanze muß dann erst die ganze Erdschicht durchdringen, ehe sie normal weiterwachsen kann. Die so unter der Erde bereits entwickelten Blätter, seien es Kotyledonen oder Primärblätter, gleichen im großen und ganzen den etiolierten. Verweilen sie nun längere Zeit unter Lichtabschluß, so hören sie schließlich, genau wie die etiolierten, zu wachsen auf. Später jedoch, wenn sie endlich infolge des Längenwachstums des Stengels über die Erdoberfläche kommen, werden sie auch das Wachstum wieder aufnehmen.

Wie die einfachen Blätter verhalten sich im Prinzip auch die zusammengesetzten Blätter. Auch hier ergeben sich durch die Versuchsanordnung Formänderungen, die sich durch das Wachstum und die Entwicklung der Blätter erklären lassen.

Zusammengesetzte Blätter mit basipetaler Entwicklung.

Wegen des großen Reichtums der Knollen an Reservestoffen eignet sich für den Versuch besonders gut

Solanum tuberosum.

Die Knollen wurden im April 1912 in Töpfe gepflanzt. Am 14. Mai kamen die Keime durch die Erde. Am gleichen Tage wurden die Töpfe bis auf das Vergleichsexemplar ins Dunkle gebracht. Der erste Topf wurde am 4. Juni ans Licht zurückgesetzt. Der ganze Versuch wurde beendet am 8. August.

Die ersten 2 oder 3 Blätter von Solanum tuberosum sind gewöhnlich einfach, die anderen jedoch alle gefiedert, und zwar unterbrochen gefiedert, d. h. zwischen den großen Seitenfiedern finden sich noch kleine. Die Fiedern werden in basipetaler Folge angelegt. Für die Entstehung der kleinen Fiedern gibt Sonntag[1]) an: „Zu beiden Seiten der basalen embryonalen Partie des Blattes treten die Anlagen der Fiedern in basipetaler Ordnung auf, und nachdem diese eine gewisse Größe erlangt haben und ihre Ansatzstellen an der Blattmittelrippe ein wenig auseinandergerückt sind, entstehen in diesen kleinen Zwischenräumen je zweier Fiedern neue Höcker embryonalen Gewebes, welche zu den kleineren Fiedern werden."

Im Dunkeln werden gewöhnlich ein paar Blätter mehr als einfache angelegt; doch schwankt deren Zahl. Bei den anderen Blättern wird nur die Endfieder verhältnismäßig gut entwickelt, während die Seitenfiedern rudimentär bleiben. Die Endfieder behält nun auch die Fähigkeit, das Wachstum wieder aufzunehmen, länger bei als die rudimentären Seitenfiedern. Daraus erklären sich denn auch die durch den Versuch erzielten Blattformen. Denn man erhält nicht etwa, wie man wegen der basipetalen Entwicklung des Blattes zunächst erwarten sollte, Formen, bei denen die Endfieder am wenigsten, die der Basis naheliegenden Seitenfiedern am meisten entwickelt sind, sondern die Endfieder zeigt vielmehr die stärkste Entwicklung, während die Seitenfiedern nur mangelhaft ausgebildet sind. Fig. 28—31 zeigen die erzielten Formen. Fig. 28 stellt das 11. Blatt des Vergleichsexemplars, Fig. 29—31 die entsprechenden Blätter etioliert gewesener Pflanzen dar. Die Gesamtlänge eines etiolierten Blattes, das im Dunkeln nicht

[1]) Sonntag, a. a. O. S. 247.

mehr wuchs, betrug 17 mm. Am Ende des Versuches waren die Größenverhältnisse folgende:

Tabelle XI.

11. Blatt von Solanum tuberosum.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare fettgedruckt. Beginn des Versuches am 24. Mai 1912. Die Knollen wurden in 5 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 20 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 2 23 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 3 31 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 4 49 Tage im Dunkeln
Nach 49 Tagen, am 2. VII, ist die Gesamtlänge d. Blattes	88	**78** hatte das Wachstum noch nicht eingestellt	**75** hatte das Wachstum eingestellt	**54** hatte das Wachstum eingestellt	17 hat das Wachstum eingestellt
die Länge der Endfieder	**32**	**34**	28	**30**	10
die Breite der Endfieder	**23**	**30**	**26**	**32**	7

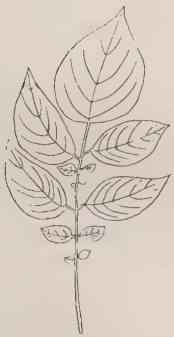

Fig. 28.

Fig. 29.

Fig. 30.

Fig. 31.

Fig. 28: Normales Blatt von Solanum tuberosum.
„ 29: Blatt einer Pflanze, die 20 Tage im Dunkeln und dann am Licht war.
„ 30: „ „ „ „ 23 „ „ „ „ „ „ „ „
„ 31: „ „ „ „ 31 „ „ „ „ „ „ „ „

Die Endfieder, die sich ihrerseits auch wieder basipetal entwickelt, zeigt natürlich hier dieselbe Erscheinung, wie sie bei den einfachen Blättern beobachtet wurde, d. h. sie erreicht relativ größere Breite.

Die älteren Blätter der etioliert gewesenen Pflanzen waren am Ende des Versuches fast alle abgestorben. Sie waren zum Teil noch ergrünt, aber nicht weiter gewachsen, zum größeren Teile jedoch hatten sie sich schon einige Tage nach dem Beleuchtungswechsel gebräunt und waren schließlich abgefallen.

Das ganze Verhalten, wie es an entsprechenden Blättern verschiedener Exemplare von Solanum tuberosum beobachtet wurde, zeigte

sich hier auch ziemlich deutlich an den aufeinanderfolgenden Blättern einer einzigen Pflanze. Fig. 32—34 zeigen drei aufeinander folgende

Fig. 32. Fig. 33. Fig. 34.

Fig. 32—34: 3 aufeinanderfolgende Blätter einer Pflanze von Solanum tuberosum, die 31 Tage im Dunkeln nnd dann am Licht war.

Blätter eines Exemplares, das 31 Tage im Dunkeln gestanden hatte und dann ans Licht gebracht worden war. Das erste Blatt war als das älteste dem Etiolement natürlich am längsten unterworfen. Es hatte denn auch die von der normalen am meisten abweichende und zugleich die einfachste Gestalt. Das dritte Blatt ist wohl schon als vollkommen normal zu bezeichnen. Es ist am höchsten differenziert. Das zweite Blatt nimmt zwischen beiden eine Mittelstellung ein.

Zur Kontrolle der hier gewonnenen Resultate stellte ich noch einen Versuch mit

Solanum tuberosum

an. Der Versuch wurde diesmal mit einer sehr kleinblätterigen Kartoffelsorte ausgeführt. Er dauerte vom 17. Februar 1913 bis 27. Mai. Das Ergebnis war das gleiche wie im vorhergehenden Versuche. Je länger die Pflanze dem Etiolement unterworfen worden war, desto einfacher war die sich schließlich ergebende Blattform. Dabei war wieder die Endfieder im Wachstum bevorzugt, während die Seitenfiedern sehr zurückblieben.

Schließlich benutzte ich noch eine Solanacee, nämlich

Solanum Comersonii.

Die Blätter von Solanum Comersonii sind in ihrer Gestalt und Entwicklung denen von Solanum tuberosum gleich. So war auch das Ergebnis des Versuches, der sich vom 23. Februar 1913 bis 27. Mai ausdehnte, völlig dasselbe.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei

Oxalis Deppei.

Ich rechne Oxalis Deppei auch zu den Pflanzen, die Blätter mit basipetaler Entwicklung haben. Aus den Zwiebeln treiben die langen Blattstiele hervor, die an ihrem Ende die aus vier Teilblättchen bestehenden Blätter tragen. Diese vier Teilblättchen sind um je 90° in ihrer Ansatzstelle voneinander entfernt. Sie sind herzförmig. In jugendlichem Zustand sind die Teilblättchen alle mit ihren beiden Hälften nach oben zusammengeklappt, und zwar sind sie dann so gestellt, daß das eine ganz zwischen den zusammengeklappten Blatthälften des ihm gegenüberliegenden Blattes steckt, während die beiden anderen sich seitlich daran anlegen. Das Blättchen nun, das mit seinen Rändern das gegenüberliegende umschließt, ist das älteste und größte, das ihm opponierte hingegen das jüngste und kleinste; die beiden anderen halten die Mitte. Wenn ich nun die Entwicklung des gesamten Blattes als basipetal annehme, so muß ich es natürlich immer so orientiert denken, daß das größte und älteste Teilblättchen stets oben ist. Eichler bezeichnet die Entwicklung dieser Blätter als zyklisch mit basipetalem Charakter[1]).

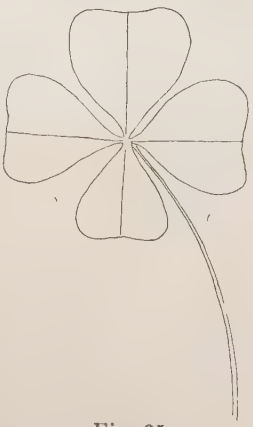

Fig. 35.

Im Dunkeln bleiben die Teilblättchen klein und ganz zusammengefaltet. Der Blattstiel erreicht ganz beträchtliche Länge[2]).

In der folgenden Tabelle, die das Verhalten der Blätter bei dem Versuche veranschaulichen soll, sind nun die Größen der einzelnen Teilblättchen so gestellt, daß man daran zugleich die Stellung des Blättchens sieht; d. h. also: oben stehen Länge und Breite — die obere Zahl bedeutet die Länge, die untere die Breite — des ältesten Teilblättchens. Etwas weiter unten, doch seitlich davon, stehen die Maße für die nächsten zwei gleichalterigen Blättchen, und ganz unten, wieder in der Mitte, folgen die Größen des jüngsten Blättchens. (Vgl. Fig. 35.)

Tabelle XII.

Blatt von Oxalis Deppei.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 13. März 1913. Die Zwiebeln wurden in 6 Töpfe gepflanzt. Davon ist

---

[1]) Eichler, Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besond. Berücksichtigung der Nebenblattbildungen. Inaug.-Dissert. Marburg 1861, S. 206.

[2]) Jost, a. a. O. S. 368.

		Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 28 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 43 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 47 Tage im Dunkeln	Nr. 4 bleibt 63 Tage im Dunkeln	Nr. 5 bleibt 94 Tage im Dunk.
Nach 28 Tagen, am 10. IV., ist	die Länge d. 1. Fieder . .	7	5				
	die Breite d. 1. Fieder . .	6	4				
	die Länge d. 2. u. 3. Fieder	6 6	4 4				
	die Breite d. 2. u. 3. Fieder	6 6	4 4				
	die Länge d. 4. Fieder . .	5	3,5				
	die Breite d. 4. Fieder . .	5	3,5				
			hat das Wachstum noch nicht eingestellt, kommt jetzt ans Licht				
Nach 43 Tagen, am 25. IV., ist	die Länge d. 1. Fieder . .	14	13	5,5			
	die Breite d. 1. Fieder . .	13	12	5,5			
	die Länge d. 2. u. 3. Fieder	13 13	12 12	5 5			
	die Breite d. 2. u. 3. Fieder	12 12	11 11	5 5			
	die Länge d. 4. Fieder . .	11	10	4			
	die Breite d. 4. Fieder . .	11	11	4			
			voll-kommen ergrünt	hat das Wachstum eingestellt, kommt jetzt ans Licht			
Nach 47 Tagen, am 29. IV., ist	die Länge d. 1. Fieder . .	23	17	11	7		
	die Breite d. 1. Fieder . .	21	19	12	7		
	die Länge d. 2. u. 3. Fieder	20 20	17 17	10 10	6 6		
	die Breite d. 2. u. 3. Fieder	19 19	18 18	10 10	6 6		
	die Länge d. 4. Fieder . .	18	14	8	5		
	die Breite d. 4. Fieder . .	18	15	8	5		
				voll-kommen ergrünt	hat das Wachstum eingestellt, kommt jetzt ans Licht		
Nach 63 Tagen, am 15. V., ist	die Länge d. 1. Fieder . .	30	27	21	21	7	
	die Breite d. 1. Fieder . .	28	32	26	27	6,5	
	die Länge d. 2. u. 3. Fieder	27 27	25 25	20 20	22 22	6 6	
	die Breite d. 2. u. 3. Fieder	23 23	27 27	22 22	26 26	5,5 5,5	
	die Länge d. 4. Fieder . .	22	21	17	18	5	
	die Breite d. 4. Fieder . .	22	21	20	22	5	
					voll-kommen ergrünt	hat das Wachstum eingestellt, kommt jetzt ans Licht	
Nach 94 Tagen, am 15. VI., ist	die Länge d. 1. Fieder . .	30	27	21	21	15	7
	die Breite d. 1. Fieder . .	28	32	26	27	12	6,5
	die Länge d. 2. u. 3. Fieder	27 27	25 25	20 20	22 22	18 18	6 6
	die Breite d. 2. u. 3. Fieder	23 23	27 27	22 22	26 26	21 21	5,5 5,5
	die Länge d. 4. Fieder . .	22	21	17	18	18	5
	die Breite d. 4. Fieder . .	22	21	20	22	22	5
						voll-kommen ergrünt	

Aus der Tabelle geht deutlich hervor, daß das älteste Teilblättchen um so mehr in seiner Entwicklung den anderen gegenüber zurückbleibt, je länger das Etiolement dauert. Am 15. Mai ist bei dem Blatt von Exemplar 3 das älteste Teilblättchen von den beiden seitlich stehenden, nächst jüngeren bereits in seiner Größe eingeholt worden, am 30. Mai bei dem Blatt von Nr. 4 nicht nur von diesen, sondern auch von dem ihm gegenüberstehenden jüngsten Blättchen weit übertroffen. Der in der Entwicklung erste und älteste Teil des Blattes ist also am wenigsten befähigt, nach dem Etiolement nachträglich noch seine normale Form auszubilden. (Vgl. Fig. 36—40.)

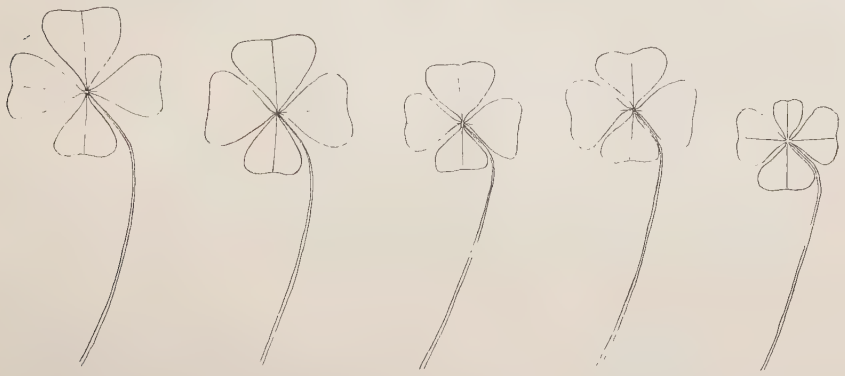

Fig. 36. Fig. 37. Fig. 38. Fig. 39. Fig. 40.

Fig. 36: Normales Blatt von Oxalis Deppei.
„ 37: Blatt einer Pflanze, die 28 Tage im Dunkeln und dann am Licht war.
„ 38: „ „ „ „ 43 „ „ „ „ „ „ „
„ 39: „ „ „ „ 47 „ „ „ „ „ „ „
„ 40: „ „ „ „ 63 „ „ „ „ „ „ „

An den Blättern von Pflanzen, die nach dem 15. Mai noch ans Licht gebracht worden waren, konnte keine Wiederaufnahme des Wachstums beobachtet werden. Einige Blätter vermochten noch leicht zu ergrünen, ohne aber dabei zur Entfaltung zu kommen, andere vermochten auch das nicht einmal. Sie gingen nach ungefähr 14 Tagen zugrunde.

Der Blattstiel, der, wie oben bereits erwähnt, im Dunkeln übermäßig lang wird, wächst auch später am Licht noch weiter, wie folgende Tabelle zeigt.

Tabelle XIII.

Blattstiel von Oxalis Deppei.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 13. März 1913. Die Zwiebeln wurden in 5 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 28 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 43 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 47 Tage im Dunkeln	Nr. 4 bleibt 63 Tage i. Dunkeln
Nach 28 Tagen, am 10. IV., ist die Länge des Blattstieles . . .	**30**	170 kommt jetzt ans Licht			
Nach 43 Tagen, am 25. IV., ist die Länge des Blattstieles . . .	**50**	**200**	176 kommt jetzt ans Licht		
Nach 47 Tagen, am 29. IV., ist die Länge des Blattstieles . . .	**80**	**272**	**195**	311 kommt jetzt ans Licht	
Nach 63 Tagen, am 15. V., ist die Länge des Blattstieles . . .	**176**	**319**	**318**	**431**	437

Zusammengesetzte Blätter mit akropetaler Entwicklung.

Zu diesen Versuchen wurden nur Papilionaceen verwendet. Als erste sei angeführt

Ervum Lens.

Der Versuch begann mit der Keimung der Samen am 14. August 1912. Er wurde abgeschlossen am 29. August.

Die ersten zwei Blätter, die sogenannten Primärblätter, sind einfache, dreizipfelige, mehr schuppenartige Blätter. Man deutet den mittleren Zipfel als die Blattspreite, die seitlichen als die Nebenblätter[1]). Die Länge der einzelnen Zipfel gibt Tabelle XIV an.

Tabelle XIV.

Primärblätter von Ervum Lens.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 14. August 1912. Die Linsen wurden in 3 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normales Vergl.-Expl.	Nr. 1 8 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 2 11 Tage im Dunkeln
Nach 11 Tagen, am 25. VIII., ist die Länge des Mittelzipfels	**4**	**3,5**	3,5
die Länge des rechten Seitenzipfels	**3**	**2,5**	2
die Länge des linken Seitenzipfels	**3**	**2,5**	2

[1]) Goebel, Organographie der Pflanzen. 1893. S. 135.

Das dritte Blatt von Ervum Lens ist das erste gefiederte. Es ist in zwei Nebenblätter, den Blattstiel, zwei Seitenfiedern und eine einfache Ranke gegliedert. Die Entwicklung erfolgt wie bei allen derartigen und ähnlichen Leguminosenblättern akropetal[1]). Die folgende Tabelle zeigt das Verhalten des ersten Fiederblattes beim Versuch.

Tabelle XV.

Erstes Fiederblatt von Ervum Lens.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuchs am 14. VIII. 1912. Die Linsen wurden in 4 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 8 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 11 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 15 Tage im Dunkeln
Nach 8 Tagen, am 22. VIII., ist				
die Länge der Nebenblätter	**3**	2		
die Breite der Nebenblätter	**1**	1		
die Länge des Stieles . . .	**5**	2		
die Länge der Fiedern . .	**9,5**	5,5		
die Breite der Fiedern . .	**6**	3,5		
Nach 11 Tagen, am 25. VIII., ist				
die Länge der Nebenblätter	**3**	**2**	2	
die Breite der Nebenblätter	**1**	**1**	1	
die Länge des Stieles . . .	**14**	**8**	3,5	
die Länge der Fiedern . .	**16**	**9**	6,5	
die Breite der Fiedern . .	**7**	**4,5**	3,5	
Nach 15 Tagen, am 29. VIII., ist				
die Länge der Nebenblätter	**3,5**	**2**	**2**	2
die Breite der Nebenblätter	**1**	**1**	**1**	1
die Länge des Stieles . . .	**15**	**16**	**13**	5
die Länge der Fiedern . .	**17**	**12**	**9**	6,5
die Breite der Fiedern . .	**7**	**6**	**5**	3,5

Die Nebenblätter erreichen also im Dunkeln nahezu normale Größe. Da sie den ältesten Teil des Blattes bilden, stellen sie im Dunkeln auch zuerst das Wachstum ein und verlieren auch zuerst die Fähigkeit, das Wachstum später am Licht wieder aufzunehmen, und zwar scheinen sie diese Fähigkeit ziemlich rasch zu verlieren. Denn es konnte bei dem Versuche in keinem Falle ein Weiterwachsen am Licht beobachtet werden. Sie verhalten sich also anders als die als Nebenblätteräquivalente gedeuteten Seitenzipfel der Primärblätter.

Der Blattstiel erlangt im Dunkeln niemals normale Größe, vermag sie aber nach nur kurzem Etiolement noch zu erzielen.

---

[1]) Sonntag, a. a. O., S. 251.

Die Fiedern, deren Entwicklung basipetal erfolgt, verhalten sich wie die oben besprochenen einfachen Blätter, d. h. sie weisen am Ende des Versuches relativ größere Breite auf. Das Verhältnis von Länge zu Breite ist

Nr. 0	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3
17 : 7	12 : 6	9 : 5	6,5 : 3,5
2,42 : 1	2 : 1	1,8 : 1	1,86 : 1 (etioliert)

Die Ranke war bei allen Pflanzen, wenn sie überhaupt da war, sehr minimal, so daß ihr Verhalten hier nicht genau beurteilt werden kann.

Wie nun das Verhältnis von Fiederlänge zu Fiederbreite verändert worden ist, so hat der Versuch auch umgestaltend auf das Verhältnis der einzelnen Blatteile zueinander gewirkt. Ich führe hier nur das Verhältnis von Fiederlänge zu Nebenblattlänge und von der Länge der Fiedern zu der des Stieles an.

	Nr. 0	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3
Fiederlänge zu Nebenblattlänge	17 : 3,5 4,86 : 1	12 : 2 6 : 1	9 : 2 4,5 : 1	6,5 : 2 3,25 : 1
Fiederlänge zu Länge des Stieles	17 : 15 1,3 : 1	12 : 16 0,75 : 1	9 : 13 0,69 : 1	6,5 : 5 1,3 : 1

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei

Pisum sativum.

Der Versuch dauerte vom 10. Januar 1913 bis 7. Februar. Wenngleich die Pflanzen sich um diese Jahreszeit auch im Gewächshause bei weitem nicht so kräftig entwickeln, wie während des Sommers im Freien, so hat das doch für die Beurteilung meines Versuches weniger Bedeutung, da es sich ja hier immer nur um relative Werte handelt.

Die ersten zwei Blätter von Pisum sativum sind genau wie die von Ervum Lens, also einfach und dreizipfelig. Sie spielen hier ebenso keine große Rolle. Im Dunkeln erreichen sie schon fast vollkommen die normale Größe. Sie verlieren verhältnismäßig früh die Fähigkeit, am Licht zu ergrünen und das Wachstum wieder aufzunehmen, offenbar, eben weil sie schon nahe der Grenze ihrer Wachstumsfähigkeit überhaupt sind. Sie halten sich etwa 8—12 Tage lebend am Licht, ohne jede äußerlich wahrnehmbare Veränderung. Dann vertrocknen sie und sterben ab. Einer Bemerkung von Dubbels[1]), daß „bei etiolierten Pflanzen der mittlere Blattzipfel stärker verkümmere als die seitlichen Blattzipfel", kann ich nicht zustimmen.

Die Fiederblätter sind genau so gestaltet, wie die von Ervum Lens; ihre Entwicklung ist ebenfalls akropetal.

---

[1]) Dubbels, a. a. O. S. 11.

Tabelle XVI.

Erstes Fiederblatt von Pisum sativum.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 10. Januar 1913. Die Erbsen wurden in 4 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 10 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 21 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 28 Tage im Dunkeln
Nach 10 Tagen, am 20. I., ist				
die Länge der Nebenblätter	8	5		
die Breite der Nebenblätter	6	4		
die Länge des Stieles . . .	7	5		
die Länge der Fiedern . .	11	5		
die Breite der Fiedern . .	8	4		
die Länge der Ranke . . .	3	2,5		
		hat das Wachstum noch nicht eingestellt, kommt jetzt ans Licht		
Nach 21 Tagen, am 31. I., ist				
die Länge der Nebenblätter	9	5,5	5	
die Breite der Nebenblätter	6	4	4	
die Länge des Stieles . . .	12	10	10	
die Länge der Fiedern . .	13	6,5	6	
die Breite der Fiedern . .	8	4,5	4	
die Länge der Ranke . . .	3,5	2,5		
		ist vollkommen ergrünt	hat das Wachstum in allen Teilen eingestellt, kommt jetzt ans Licht	
Nach 28 Tagen, am 7. II., ist				
die Länge der Nebenblätter	9	6,5	5	5
die Breite der Nebenblätter	6	5	4	4
die Länge des Stieles . . .	16	15	10	13
die Länge der Fiedern . .	14	9	8	6
die Breite der Fiedern . .	8	6	6	4
die Länge der Ranke . . .	4,5	3,5	2,5	5
			ist vollkommen ergrünt	hat das Wachstum in allen Teilen eingestellt

Die Stipulae, die zuerst das Wachstum einstellen, sind nur nach kurzem Etiolement noch fähig, das Wachstum wieder aufzunehmen, freilich auch da nur in sehr beschränktem Maße. Die normale Länge erreichen sie bei weitem nicht, wohl aber nähern sie sich der normalen Breite. Der Blattstiel zeigt dieselbe Erscheinung wie der von Ervum Lens, nur hat er nach langem Etiolement eine ziemlich beträchtliche Länge erreicht, die der des normalen Blattstieles fast gleichkommt.

Für die Fiedern gilt das gleiche wie für die von Ervum Lens.

Über die Ranke läßt sich nichts Sicheres aussagen. Doch ist anzunehmen, daß der unter Nr. 3 erwähnte Fall, wo die Ranke des etiolierten Blattes die des normalen an Länge übertrifft, nur ein Ausnahmefall ist, daß somit im allgemeinen die Ranke die normale Größe im Dunkeln nicht erreicht, und, wie es scheint, auch später am Licht nicht mehr [1]).

[1]) Vgl. Dubbels, a. a. O. S. 60: „Die Ranken erlitten niemals Überverlängerung."

Wie das Verhältnis der einzelnen Blatteile zueinander sich geändert hat, geben folgende Zahlen an.

Tabelle XVII.

Erstes Blatt von Pisum sativum.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 10. Januar 1913. Die Erbsen wurden in 4 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normales Vergleichs-Exemplar	Nr. 1 10 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 2 21 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 3 28 Tage im Dunkeln
Nach 28 Tagen, am 7. II., ist das Verhältnis von				
Fiederlänge zu Nebenblattlänge	**14 : 9** **1,561 : 1**	**9 : 6,5** **1,384 : 1**	**8 : 5** **1,6 : 1**	6 : 5 1,2 : 1
Fiederlänge zu Länge des Stieles	**14 : 16** **0,875 : 1**	**9 : 15** **0,6 : 1**	**8 : 10** **0,125 : 1**	6 : 13 0,462 : 1
Fiederlänge zu Fiederbreite	**14 : 8** **1,75 : 1**	**9 : 6** **1,5 : 1**	**8 : 6** **1,33 : 1**	6 : 4 1,5 : 1

An Pflanzen, die nach dem 7. Februar noch ans Licht gebracht worden waren, vermochten sowohl die zwei Primärblätter als auch das erste Fiederblatt in seiner Gesamtheit nicht mehr zu ergrünen und natürlich erst recht nicht wieder zu wachsen. Das letztere hielt sich 10—15 Tage noch lebend und begann dann zu vertrocknen.

Schließlich sei hier noch

Lathyrus tingitanus

erwähnt. Bei Lathyrus tingitanus liegen die Verhältnisse ganz ähnlich wie bei den beiden vorher beschriebenen Papilionaceen, nur sind hier statt zwei drei Primärblätter vorhanden. Der Versuch, der vom 17. September 1912 bis 7. November währte, ergab denn auch dasselbe Resultat. Der Kürze halber gebe ich nur die Messungen am Schluß des Versuches an.

Tabelle XVIII.

Erstes Fiederblatt von Lathyrus tingitanus.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 17. September 1912. Die Samen wurden in 4 Töpfe gepflanzt. Davon ist (Tabelle siehe Seite 31).

Es gilt somit für die einzelnen Teile des Fiederblattes genau dasselbe, was von jenen der Blätter von Ervum Lens und Pisum sativum gesagt worden ist. Nur möchte ich hier noch besonders darauf hinweisen, daß die Ranke, die an der normalen Pflanze eine Länge

	Nr. 0 normales Vergleichs-Exemplar	Nr. 1 21 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 2 28 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 3 51 Tage im Dunkeln
Nach 51 Tagen, am 7. XI., ist		hatte	hatte	
die Länge der Nebenblätter	**3**	**2** das	**2** das	2
die Breite der Nebenblätter	**2**	**1** Wachs-	**1** Wachs-	1
die Länge des Stieles . . .	**13**	**6** tum in	**7** tum in	3
die Länge der Fiedern . .	**37,5**	**6** allen	**5,5** allen	4
die Breite der Fiedern . .	**4**	**2,5** Teilen	**2,5** Teilen	1
die Länge der Ranke . . .	**47**	**5** einge-	**8** einge-	1
		stellt	stellt	

von 47 mm erlangt hat, im Dunkeln nur zu sehr geringer Entwicklung gekommen und auch später am Licht nicht mehr fähig gewesen ist, der normalen Länge noch einigermaßen nahezukommen.

Das Verhältnis der einzelnen Blatteile zueinander ist folgendes:

Tabelle XIX.

Erstes Fiederblatt von Lathyrus tingitanus.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 17. September 1912. Die Samen wurden in 4 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normales Vergleichs-Exemplar	Nr. 1 21 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 2 28 Tage im Dunkeln gewesen	Nr. 3 51 Tage im Dunkeln
Nach 51 Tagen, am 7. XI., ist das Verhältnis				
von Fiederlänge	**37,5 : 3**	**6 : 2**	**5,5 : 2**	4 : 2
zu Nebenblattlänge	**12,5 : 1**	**3 : 1**	**2,75 : 1**	2 : 1
von Fiederlänge	**37,5 : 13**	**6 : 6**	**5,5 : 7**	4 : 3
zur Länge des Stieles	**2,844 : 1**	**1 : 1**	**0,786 : 1**	1,333 : 1
von Fiederlänge	**37,5 : 4**	**6 : 2,5**	**5,5 : 2,5**	4 : 1
zu Fiederbreite	**9,375 : 1**	**2,4 : 1**	**2,2 : 1**	4 : 1

Die Blätter der drei Papilionaceen verhalten sich also vollkommen gleich. Die Nebenblätter stellen zuerst von allen Blatteilen das Wachstum ein; sie verlieren im Dunkeln denn auch zuerst die Fähigkeit, das Wachstum eventuell wieder aufzunehmen. Trotzdem bleiben sie bei dem Versuch jedoch nicht in der Weise in ihrer Entwicklung den anderen Blatteilen gegenüber zurück, wie man vielleicht von vornherein erwarten sollte. Das erklärt sich aber daraus, daß sie im Dunkeln relativ bedeutend größer werden als die anderen Blatteile, vor allem als die Fiedern. Das ergibt sich deutlich, wenn man einmal das Verhältnis bildet zwischen der Länge einer ausgewachsenen normalen

Fieder und der einer im Dunkeln gewachsenen Fieder einerseits und anderseits zwischen den Längen entsprechender Nebenblätter. Man erhält so:

Tabelle XX.

Erstes Fiederblatt von Ervum Lens, Pisum sativum, Lathyrus tingitanus.

Alle Maßangaben in Millimetern.

	Länge der normalen Fieder zu der der etiolierten Fieder	Länge des normalen Nebenblattes zu der des etiolierten Nebenblattes
Ervum Lens	18 : 6,5 2,769 : 1	3,5 : 2 1,75 : 1
Pisum sativum . . .	14 : 7 2 : 1	9 : 5 1,8 : 1
Lathyrus tingitanus .	37,5 : 4 9,375 : 1	3 : 2 1,5 : 1

Dadurch ist es denn auch möglich, daß einzelne Teile eines etioliert gewesenen Blattes in normalem Längenverhältnis zueinander stehen können, wenn auch die absoluten Größen bei weitem nicht den normalen gleichkommen. So ist z. B. das Verhältnis von Fiederlänge zu Nebenblattlänge bei einer normalen Pflanze von Pisum sativum 1,56 : 1 und bei einer etioliert gewesenen Pflanze 1,6 : 1, also fast das gleiche. Die absoluten Größen betragen jedoch 14 : 9 und 8 : 5.

Aus diesen Umständen heraus erklärt es sich denn, daß sich bei diesen Pflanzen nicht so weitgehende und auffallende Unterschiede zwischen den normalen und etioliert gewesenen Blättern ergeben.

Mehr von der normalen Gestalt abweichend waren aber die erzielten Formen der

Zusammengesetzten Blätter mit ternierender Entwicklung.

Ich bezeichne die Entwicklung der im folgenden besprochenen Blätter nach Eichler als „ternierend“. „Es werden von einem Gliede niederer Ordnung nur zwei einander gegenüberliegende Seitenglieder gebildet; das Glied niederer Ordnung zerlegt sich also in drei Glieder höherer Ordnung“ [1]). Solche Blätter besitzt

Dicentra spectabilis.

„Die Blattspreite ist doppelt dreizählig; das Endblättchen ist symmetrisch und dreilappig; die Seitenblättchen sind asymmetrisch“ [2]). Im Dunkeln bleiben alle Blatteilchen zusammengefaltet.

[1]) Eichler, a. a. O. S. 17.

[2]) Schumann, Praktikum für morphologische und systematische Botanik. Jena 1904. S. 355.

Der Versuch dauerte vom 21. Februar 1913 bis 18. Mai. Die Pflanzen wurden aus Wurzelstöcken gezogen.

Infolge der hochdifferenzierten Blattform war es unmöglich, das Verhalten der Blätter bei dem Versuch durch Messungen genau festzulegen. Ich begnügte mich daher, nur die Entwicklung des Blattes zu verfolgen und bei den etiolierten Blättern, so gut es möglich war, festzustellen, ob alle Teile das Wachstum eingestellt hatten. Ich verweise daher hier besonders auf die Zeichnungen, die das Resultat wiedergeben. Fig. 41 stellt das normale Blatt dar, Fig. 42 und 43 zeigen die durch den Versuch erzielten Formen entsprechender etioliert gewesener Blätter; Fig. 44 gibt ein etioliertes Blatt wieder. Die beiden etioliert gewesenen Blätter hatten, bevor sie ans Licht kamen, das Wachstum bereits eingestellt.

Fig. 41.

Fig. 42.

Fig. 43.

Fig. 44.

Fig. 41: Normales Blatt von Dicentra spectabilis.
„ 42: Blatt einer Pflanze, die 32 Tage im Dunkeln und dann am Licht war.
„ 43: „ „ „ „ 53 „ „ „ „ „ „ „ „
„ 44: Etioliertes Blatt.

Aus der genauen Betrachtung der Abbildung ersieht man, daß die etioliert gewesenen Blätter eine bedeutend vereinfachtere Form aufweisen als das normale. Das Blatt erfährt im Dunkeln noch nicht seine volle Gliederung, und es verliert dann, je länger es im Dunkeln verweilt, in um so höherem Maße die Fähigkeit, nachträglich am Licht noch die vollständige, normale Differenzierung vorzunehmen.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei

Astilbe japonica.

Die Pflanzen wurden aus Wurzelstöcken gezogen. Am 21. Februar 1913 kamen die ersten Triebe ans Licht. Mit diesem Tage begann der Versuch; er erstreckte sich bis zum 28. Mai.

Die Blätter sind dreifach dreizählig, die Ränder der einzelnen Blättchen gesägt. Die Entwicklung ist ternierend.

Fig. 45 und 46 zeigen ein normales und ein etioliert gewesenes Blatt. Es ergibt sich hier ebenfalls, daß das letztere bei weitem nicht die weitgehende Differenzierung des ersteren aufweist.

Fig. 45.

Fig. 46.

Fig. 45: Normales Blatt von Astilbe japonica.
Fig. 46: Blatt einer Pflanze, die 48 Tage im Dunkeln und dann am Licht war.

Schließlich sei hier noch ein Versuch erwähnt, der im Freien angestellt wurde, und zwar mit

Paeonia officinalis.

Über Knospen, die soeben die Erde durchbrachen, wurde am 6. April 1913 ein weites Rohr gestülpt. Der untere Rand wurde durch Aufschütten von Erde gut abgedichtet. Oben wurde das Rohr zunächst durch einen gut passenden Holzdeckel verschlossen und dann mit schwarzer Watte abgedichtet. Über das Ganze wurde schließlich noch starkes, schwarzes Ölpapier gespannt und festgebunden, so daß ein Eindringen des Lichtes unmöglich war. Am 31. Mai wurde der Verschluß der Röhre wieder beseitigt, so daß die Pflanze nunmehr von oben etwas Licht empfing und so in einem halbdunkeln Raume stand. Am 8. Juni gelangte die Pflanze vollkommen ans Licht. Der Versuch wurde abgeschlossen am 20. Juni. Das Vergleichsexemplar wuchs unmittelbar neben der Versuchspflanze.

Die Blätter von Paeonia sind wie die von Dicentra doppelt dreizählig. Ihre Entwicklung ist die gleiche. Im Dunkeln bleiben die einzelnen Teile ganz zusammengefaltet.

Die ältesten Blätter vermochten den Beleuchtungswechsel nicht zu ertragen. Der Stiel wurde an seiner Basis braun und schmierig und führte so schließlich das Absterben des gesamten Blattes herbei. Die anderen Blätter ergrünten langsam, breiteten sich aus und wuchsen weiter. Fig. 47 und 48 (siehe Seite 35) zeigen nebeneinander die normale und die durch den Versuch erzielte Blattform. Man findet

Fig. 47.

Fig. 48.

Fig. 47: Normales Blatt von Paeonia officinalis.
„ 48: Blatt einer Pflanze, die 63 Tage im Dunkeln und dann am Licht war.

das gleiche Ergebnis wie bei den beiden zuvor erwähnten Blättern, nämlich Mangel an Gliederung gegenüber dem normalen Blatt.

Wir kommen nun zu dem Typus der

Monokotyledonen.

Es lassen sich hier zwei Gruppen unterscheiden, Pflanzen mit gestielten, netznervigen Blättern und solche mit ungestielten, parallelnervigen Blättern. Von der ersten Art wurde

Arum italicum

untersucht. Die knolligen Rhizome wurden am 8. Januar 1913 in Töpfe gepflanzt. Sie treiben bekanntlich langgestielte, pfeilförmige Blätter. Die Entwicklung der Blätter erfolgt basipetal. „Sowohl in Hinsicht auf Dauer als auch in Hinsicht auf die nach dem Aufhören sich herausstellenden Längenverhältnisse zeigt sich, daß die obersten Regionen des Blattstieles und die untersten der Mittelrippe alle übrigen überragen, daß also die Maxima der Dauer und der Länge um die Verbindungsstelle des Blattes und des Blattstieles liegen, während die Minima an der Blattstielbasis und an der Blattspitze liegen. Die Seitenrippen verhalten sich in bezug auf die Größe und Dauer der Ausdehnung ganz so wie die Mittelrippe“ [1]).

Die folgenden Tabellen (siehe Seite 36 und 37) zeigen das Verhalten der Blätter bei dem Versuche.

Wenn man diese Tabellen betrachtet, so scheint es, als ob das Ergebnis vollkommen dem entgegengesetzt sei, das bei den einfachen

[1]) Münter, Beobachtungen über das Wachstum verschiedener Pflanzenteile. Bot. Ztg. I. Bd. 1843. S. 91—93.

Tabelle XXI.

Erstes Blatt von Arum italicum.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 16. Januar 1913. Die Rhizome wurden in 5 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 13 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 20 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 35 Tage im Dunkeln	Nr. 4 bleibt 53 Tage im Dunkeln
Nach 13 Tagen, am 29. I., ist die Länge d. Stieles	**167**	315 hat das Wachstum noch nicht eingestellt,			
die Länge der Spreite	**61**	39 kommt			
die Breite der Spreite	**59**	30 jetzt ans Licht			
Nach 20 Tagen, am 5. II., ist die Länge d. Stieles	**174**	**352** ist vollkommen ergrünt	416 hat das Wachstum eingestellt,		
die Länge der Spreite	**61**	**51**	52 kommt		
die Breite der Spreite	**59**	**47**	42 jetzt ans Licht		
Nach 35 Tagen, am 20. II., ist die Länge d. Stieles	**174**	**359**	**447** ist vollkommen ergrünt	428 hat das Wachstum eingestellt,	
die Länge der Spreite	**63**	**60**	**70**	55 kommt	
die Breite der Spreite	**59**	**55**	**63**	42 jetzt ans Licht	
Nach 53 Tagen, am 10. III., ist die Länge d. Stieles	—	—	—	Ist, ohne zu ergrünen oder zu wachsen, abgestorben	441 hat das Wachstum
die Länge der Spreite					52 eingestellt
die Breite der Spreite					41

Blättern dikotyler Pflanzen erzielt wurde. Denn bei den letzteren ergab sich stets, daß die etioliert gewesenen Blätter am Ende relativ größere Breite aufwiesen. Hier findet man aber relativ kleinere Breite. (Vgl. Fig. 49—54 Seite 38.) Das Verhältnis von Länge zu Breite der Blattspreite des ersten Blattes ist nämlich am Ende des Versuches bei

Nr. 0	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3
1,067 : 1	1,091 : 1	1,111 : 1	1,309 : 1

Die Entwicklung des Blattes erfolgt aber gerade wie die der einfachen Kotyledonenblätter basipetal. Wie ist nun das abweichende Verhalten zu erklären?

Tabelle XXII.

Zweites Blatt von Arum italicum.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 16. Januar 1913. Die Rhizome wurden in 5 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 13 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 20 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 35 Tage im Dunkeln	Nr. 4 bleibt 53 Tage im Dunkeln
Nach 13 Tagen, am 29. I., ist die Länge d. Stieles	162	205 hat das Wachstum noch nicht eingestellt,			
die Länge der Spreite	77	47 kommt jetzt ans			
die Breite der Spreite	50	26 Licht			
Nach 20 Tagen, am 5. II., ist die Länge d. Stieles	**215**	**280** ist vollkommen ergrünt	291 hat das Wachstum eingestellt,		
die Länge der Spreite	**82**	**77**	63 kommt jetzt ans		
die Breite der Spreite	**55**	**48**	34 Licht		
Nach 35 Tagen, am 20. II., ist die Länge d. Stieles	**231**	**328**	**384** ist vollkommen ergrünt	502 hat das Wachstum eingestellt,	
die Länge der Spreite	**90**	**97**	**92**	61 kommt jetzt ans	
die Breite der Spreite	**60**	**59**	**60**	33 Licht	
Nach 53 Tagen, am 10. III., ist die Länge d. Stieles	**231**	**328**	**412**	**525** ist vollkommen ergrünt	531 hat das Wachstum
die Länge der Spreite	**90**	**97**	**105**	**65**	62 eingestellt
die Breite der Spreite	**60**	**61**	**68**	**40**	33

Das Blatt von Arum italicum erreicht im Dunkeln ziemlich normale Länge, jedoch bei weitem nicht normale Breite. Ferner wächst das Blatt verhältnismäßig lange Zeit in seiner ganzen Ausdehnung, jedenfalls länger als die früher besprochenen Blätter der Dikotyledonen. Die Folge davon ist, daß es, nachdem es im Dunkeln das Wachstum eingestellt hat, auch in seiner ganzen Ausdehnung die Fähigkeit, das Wachstum am Licht wieder aufzunehmen, ziemlich lange beibehält. So ist z. B. das erste Blatt von Nr. 2 in seiner ganzen Ausdehnung wieder zum Wachsen angeregt worden. Es hat infolgedessen auch eine Länge und Breite erreicht, die die des normalen Blattes sogar etwas übertreffen, deren Verhältnis zueinander aber nur sehr wenig

Fig. 49. Fig. 50. Fig. 51. Fig. 52. Fig. 53. Fig. 54.

Fig. 49: Normales Blatt von Arum italicum.
„ 50: Blatt einer Pflanze, die 13 Tage im Dunkeln und dann am Licht war.
„ 51: „ „ „ „ 20 „ „ „ „ „ „ „ „
„ 52: „ „ „ „ 35 „ „ „ „ „ „ „ „
„ 53: Etioliertes Blatt, ausgebreitet, um die Größe der Fläche zu zeigen.
„ 54: Etioliertes Blatt, zusammengefaltet.

von dem normalen abweicht. Neben der Tatsache, daß das Blatt in allen Teilen wieder zum Wachsen angeregt worden ist, wird für die Erklärung der dem normalen Blatt gegenüber erlangten größeren Fläche dieses Blattes noch der Umstand zu beachten sein, daß die Pflanze unmittelbar nach dem Beleuchtungswechsel erst mehrere Tage in einem halbhellen Raume geweilt hat. Nach Pfeffer[1]) nämlich „erreichen die Blätter bei einer gewissen mittleren Beleuchtung die maximale Flächengröße".

Dort nun, wo die Breite des Blattes im Verhältnis zur Länge wesentlich zurückgeblieben ist, liegt die Sache so, daß das Blatt tatsächlich das Wachstum nur noch an der Basis wieder aufnehmen konnte, aber auch nur in beschränktem Maße. Infolgedessen konnte das normale Verhältnis von Länge und Breite nicht erreicht werden, zumal da ja die Länge von vornherein schon in ihrer Entwicklung einen wesentlichen Vorsprung hatte. Mit anderen Worten: Die relativ geringere Breite der etioliert gewesenen Blätter beruht darauf, daß

1. das Blatt im Dunkeln schon relativ bedeutend länger als breit wird,
2. das Blatt ziemlich lange in seiner ganzen Ausdehnung wächst, die einzelnen Zonen also verhältnismäßig kurz hintereinander das Wachstum einstellen und schließlich kurz hintereinander die Fähigkeit verlieren, das Wachstum wieder aufzunehmen.

Sonst konnte ich für die Blätter von Arum italicum noch dieselben Erscheinungen feststellen, die ich auch bei anderen bisher be-

[1]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. II. Leipzig 1904. S. 99. Vgl. auch Stahl, Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 16. 1883. S. 162.

sprochenen Blättern beobachtet habe, nämlich, daß etiolierte Blätter von einem gewissen Alter wohl noch zu ergrünen vermochten, ohne sich aber dabei zu entfalten oder gar weiterzuwachsen, und andere noch ältere auch nicht einmal mehr ergrünen konnten.

So stellt Fig. 55 eine Pflanze von Arum dar, die 53 Tage im Dunkeln gestanden hatte. Sie hat drei Blätter, die zur Zeit des Beleuchtungswechels bereits alle drei das Wachstum eingestellt hatten. Das erste Blatt hielt sich 16 Tage vollkommen unverändert am Licht. Am 17. begann die glänzend gelbe Färbung sich zu verlieren und in ein ganz mattes Gelb überzugehen. Die bisher ganz glatte und straffe Epidermis wurde schlaff und runzelig. Am. 19. Tage wurde das Blatt abgeschnitten und untersucht. Die Zellen waren jetzt z. T. abgestorben, z. T. aber plasmolisierten sie noch. Das zweite Blatt begann nach einigen Tagen allmählich von der Basis nach der Spitze hin zu ergrünen und nahm schließlich eine lichtgrüne Färbung an. Zur Entfaltung und zum Weiterwachsen kam es nicht. Das dritte Blatt endlich nahm die sattgrüne Färbung eines normalen Blattes an, entfaltete sich auch und wuchs weiter.

Fig. 55.

Der Blattstiel erlangt im Dunkeln ganz bedeutende Länge und vermag auch nach dem Beleuchtungswechsel noch weiter zu wachsen. Er verhält sich demnach gerade so wie der von Oxalis Deppei.

Die weiteren Versuche erstreckten sich auf Pflanzen mit langen, linearen, parallelnervigen Blättern. Diese Blätter besitzen alle ausgesprochen basipetale Entwicklung. „Nach Aufhören der Tätigkeit des primären, apikalen Vegetationspunktes bleibt ein tertiärer, basilarer Vegetationspunkt lange Zeit tätig; er bildet den größten Teil der Lamina“ [1]). Im Dunkeln werden diese Blätter meist übermäßig lang, erreichen aber nicht die normale Breite.

---

[1]) Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868. S. 530.

Die Versuche wurden angestellt mit Secale cereale, Triticum sativum, Hordeum distichum, Avena sativa, Zea Mays, ferner Narcissus incomparabilis, Tulipa Gesneriana, Hyacinthus, Crocus. Ich werde mich aber nur auf die Beschreibung einiger Versuche einlassen, da hier bei allen Pflanzen im großen und ganzen das gleiche Resultat erzielt wurde.

An erster Stelle sei erwähnt

Secale cereale.

Die bereits gekeimten Samen wurden am 25. Oktober 1912 in Töpfe gepflanzt, und zwar kamen jedesmal in einen Topf 10 bis 12 Körner. Da aber nicht alle sich weiter entwickelten, wurde vor Beginn der ersten Messung die Zahl der Pflanzen in jedem Topf auf 7 herabgesetzt. Es bedeuten also die für die Blätter der Getreidearten angegebenen Größen stets Durchschnittswerte von 7 Exemplaren.

Ich habe meine Beobachtungen bei den Getreidearten immer nur auf das erste Laubblatt beschränkt, einmal weil es leichter meßbar ist als die nächstfolgenden, die bekanntlich zum großen Teile in der Scheide der vorhergehenden stecken, zum andern vor allem, weil sich an etiolierten Exemplaren beim zweiten Blatt immer bereits Nahrungsmangel geltend macht. Das Blatt besteht aus einer nicht geschlossenen Scheide und der eigentlichen Blattspreite. Die Beobachtungen erstrecken sich nur auf letztere. Gemessen habe ich nach der Steblerschen Methode[1]).

Tabelle XXIII.

Erstes Blatt von Secale cereale.

Alle Maßangaben sind Durchschnittswerte von je 7 Pflanzen und sind in Millimetern angegeben. Die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuchs am 25. Oktober 1912. Die Samen wurden in 4 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 5 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 7 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 11 Tage im Dunkeln
Nach 5 Tagen, am 30. X., ist die Länge des Blattes . .	**45,5**	71,3 } kommt jetzt ans Licht		
die Breite des Blattes. . .	**3,3**	2,1 }		
Nach 7 Tagen, am 1. XI., ist die Länge des Blattes . .	**97,5**	**97,2** } vollkommen ergrünt	113 } kommt jetzt ans Licht	
die Breite des Blattes. . .	**4,3**	**3,8** }	2,5 }	
Nach 11 Tagen, am 5. XI., ist die Länge des Blattes . .	**99,5**	**97,3**	**116** } vollkommen ergrünt	115
die Breite des Blattes. . .	**4,8**	**3,8**	**3** }	2,5

[1]) Stebler, Untersuchungen über das Blattwachstum. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik. Bd. 11. 1878. S. 53.

Es ergibt sich, daß das Blatt im Dunkeln wesentlich länger wird als am Licht, daß aber andererseits die Breite der normalen gegenüber zurückbleibt. Die angegebenen Größen stimmen mit denen Steblers[1]) nahezu überein. Nach dem Beleuchtungswechsel wächst das Blatt, wenn es im Dunkeln die Größe eines normalen ausgewachsenen Blattes noch nicht erlangt hat, wie es bei Nr. 1 der Fall ist, noch weiter, aber bedeutend langsamer, ja weit langsamer als das gleichalterige normale Blatt. Hat das etiolierte Blatt aber bereits eine Länge angenommen, die die eines ausgewachsenen normalen Blattes übertrifft, so stellt es am Licht das Längenwachstum sofort ein. Denn die geringe Größenzunahme, die doch konstatiert wurde, muß man wohl als eine Nachwirkung der Dunkelheit ansehen.

Eine gleiche Beobachtung hat Gräntz[2]) an den beim Etiolieren auch übermäßig lang werdenden Fruchtträgern von Coprinus stercorarius gemacht, die, wenn sie aus dem Dunkeln ans Licht gebracht werden, auch sofort zu wachsen aufhören.

Hinsichtlich der Breite des Blattes wurde festgestellt, daß das etiolierte Blatt am Licht an Breite zunimmt und sich so dem normalen etwas nähert.

Blätter, die im Dunkeln auch schon längere Zeit an der Grenze ihrer Wachstumsfähigkeit standen, ergrünten am Licht nur in ihrem unteren Teil. Die Spitze blieb gelb, wurde späterhin braun und starb ab. So geschah es bei Pflanzen, die am 10. und 12. November ans Licht gesetzt wurden. Das erste Blatt eines am 15. November ans Licht gebrachten Exemplares vermochte überhaupt nicht mehr zu ergrünen. Es hielt sich einige Tage lebend, vertrocknete dann langsam und ging zugrunde.

Ganz gleich verhält sich auch

Triticum sativum.

Die Samen keimten ebenfalls am 25. Oktober 1912.

Tabelle XXIV.

Erstes Blatt von Triticum sativum.

Alle Maßangaben sind Durchschnittswerte von je 7 Pflanzen und sind in Millimetern angegeben. Die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 25. Oktober 1912. Die Samen wurden in 4 Töpfe gepflanzt. Davon ist

---

[1]) Stebler, a. a. O. S. 66 u. 67.

[2]) Gräntz, Über den Einfluß des Lichtes auf die Entwicklung einiger Pilze. Inaug.-Diss. Leipzig 1898. S. 33.

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 8 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 10 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 17 Tage im Dunkeln
Nach 8 Tagen, am 2. XI., ist die Länge des Blattes . .	**107,7**	141 kommt jetzt ans		
die Breite des Blattes . . .	**3,7**	1,5 Licht		
Nach 10 Tagen, am 4. XI., ist die Länge des Blattes . .	**127,8**	**141** vollkommen	134,5 kommt jetzt ans	
die Breite des Blattes . . .	**4,5**	**3** ergrünt	1,5 Licht	
Nach 17 Tagen, am 11. XI., ist die Länge des Blattes . .	**127,8**	**141**	**135** vollkommen	136
die Breite des Blattes . . .	**4,5**	**3**	**3** ergrünt	1,5

Das Resultat ist demnach völlig das gleiche wie beim vorhergehenden Versuch. Ebenso konnten auch hier an älteren, etiolierten Blättern, die im Dunkeln nicht mehr wuchsen, dieselben Beobachtungen gemacht werden wie bei Secale cereale.

Endlich sei von den Gramineen noch

Hordeum distichum

angeführt. Die Samen keimten auch am 25. Oktober 1912.

Tabelle XXV.

Erstes Blatt von Hordeum distichum.

Alle Maßangaben sind Durchschnittswerte von je 7 Pflanzen und sind in Millimetern angegeben. Die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 25. Oktober 1912. Die Samen wurden in 4 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 8 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 10 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 15 Tage im Dunkeln
Nach 8 Tagen, am 2. XI., ist die Länge des Blattes . .	**97**	106 kommt jetzt ans		
die Breite des Blattes . . .	**7**	4 Licht		
Nach 10 Tagen, am 4. XI., ist die Länge des Blattes . .	**99**	**107** ist vollkommen	107 kommt jetzt ans	
die Breite des Blattes . . .	**7**	**5,5** ergrünt	5 Licht	
Nach 15 Tagen, am 9. XI., ist die Länge des Blattes . .	**99**	**107**	**107** vollkommen	109
die Breite des Blattes . . .	**7**	**5,5**	**5,5** ergrünt	5

Auch hier liegt dasselbe Ergebnis wie bei den anderen Getreidearten vor. Die sonstigen Beobachtungen waren auch die gleichen.

Ähnlich den Blättern der Gramineen verhalten sich auch die parallelnervigen Blätter der Zwiebelgewächse, so die von

Narcissus incomparabilis.

Die Zwiebeln waren bereits Anfang November 1912 in Töpfe gepflanzt und von da ab in einem Frühbeetkasten aufbewahrt worden. Am 7. Dezember begann der eigentliche Versuch.

Die Zwiebeln treiben bekanntlich eine ganze Anzahl langer, linearer Blätter. Gemessen und miteinander verglichen wurden natürlich stets dem Alter nach entsprechende Blätter.

Tabelle XXVI.

Blatt von Narcissus incomparabilis.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 7. Dezember 1912. Die Zwiebeln wurden in 5 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 10 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 31 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 39 Tage im Dunkeln	Nr. 4 bleibt 55 Tage im Dunkeln
Nach 10 Tagen, am 17. XII., ist die Länge des Blattes	**82**	112 kommt jetzt ans Licht			
die Breite des Blattes	**10**	10			
Nach 31 Tagen, am 7. I., ist die Länge des Blattes . . .	**96**	**156** vollkommen ergrünt	218 kommt jetzt ans Licht		
die Breite des Blattes	**12**	**11**	13		
Nach 39 Tagen, am 15. I., ist die Länge des Blattes . . .	**121**	**158**	**226** vollkommen ergrünt	231 kommt jetzt ans Licht	
die Breite des Blattes	**13**	**12**	**13**	12	
Nach 55 Tagen, am 31. I., ist die Länge des Blattes . . .	**142**	**158**	**226**	**237** vollkommen ergrünt	253
die Breite des Blattes	**13**	**12**	**13**	**13**	12
Nach 65 Tagen, am 10. II., ist die Länge des Blattes . . .	unveränderte Größen. Blätter von der Spitze her gebräunt				ist, ohne zu ergrünen und zu wachsen, abgestorben
die Breite des Blattes					

Das etiolierte Blatt übertrifft also an Länge das normale bei weitem. Nach dem Beleuchtungswechsel kann man die schon bei den Gramineenblättern beobachtete Erscheinung feststellen, daß die Blätter, die im Dunkeln noch nicht die Größe eines ausgewachsenen normalen erlangt haben, am Licht noch ziemlich lange weiter wachsen. Die

anderen hingegen, die die normale Länge überschritten haben, stellen am Licht sogleich das Wachstum ein.

Von der Breite des Blattes läßt sich nicht viel sagen. Sie ist bei etiolierten Blättern fast vollkommen normal und ändert sich auch nach dem Beleuchtungswechsel nicht sehr.

Etwas von Narcissus incomparabilis abweichend verhält sich

Crocus.

Die Knollen waren auch anfangs November 1912 gepflanzt und dann in dem erwähnten Frühbeetkasten gehalten worden. Am 17. Dezember begann der Versuch. Die Knollen treiben stets ein ganzes Büschel Blätter, das von einer Scheide umhüllt wird. Am 17. Dezember waren die Triebe im Durchschnitt 25 mm groß; sie wurden noch vollkommen von der Scheide überzogen. Da die Knollen gewöhnlich mehrere solche Büschel von Blättern trieben, so wurden hier stets nur die ersten in Betracht gezogen. Die angegebenen Maße sind stets Durchschschnittswerte von sämtlichen an dem Büschel beteiligten Blättern. Die Blätter selbst sind sehr schmal und linear, ihre Ränder auf der Unterseite eingerollt.

Tabelle XXVII.

Blatt von Crocus.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 17. Dezember 1912. Die Knollen wurden in 4 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 23 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 30 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 45 Tage im Dunkeln
Nach 23 Tagen, am 9. I., ist die Länge des Blattes . .	**84**	123 } kommt		
die Breite des Blattes. . .	**2,5**	1,5 } jetzt ans Licht		
Nach 30 Tagen, am 16. I, ist die Länge des Blattes . .	**98**	**154** } voll- kommen	158 } kommt	
die Breite des Blattes. . .	**3**	**2,5** } ergrünt	1,5 } jetzt ans Licht	
Nach 45 Tagen, am 31. I., ist die Länge des Blattes . .	**162**	**225**	**235** } voll- kommen	268
die Breite des Blattes. . .	**3,5**	**3**	**2,5** } ergrünt	2

Die Blätter nehmen also im Dunkeln übernormale Länge an, während ihre Breite hinter der normalen zurückbleibt[1]). Nach dem

[1]) Sachs, Über den Einfluß des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane. Bot. Ztg. Bd. 21. 1863. Beilage zu Nr. 31—33. S. 12.

Etiolement wachsen die Blätter auch noch ganz bedeutend und suchen vor allem noch normale Breite anzunehmen. Worauf das Weiterwachsen der bereits überverlängerten Blätter am Licht zurückzuführen ist, muß ich dahingestellt sein lassen. Vielleicht liegt es daran, daß die umhüllende Scheide sehr groß ist, die basale Wachstumszone infolgedessen, auch wenn die Pflanze sich am Licht befindet, doch ziemlich in vollem Dunkel steckt, und daß nun der Einfluß des Lichtes auf die Wachstumszone sich deswegen nicht so rasch geltend macht. Vielleicht liegen auch andere Ursachen vor. Denn dasselbe Verhalten wurde ja bei den Blattstielen von Oxalis Deppei und Arum italicum beobachtet, wo diese Erklärung natürlich unmöglich ist.

Ein Resultat, das mit dem für die Blätter von Narcissus incomparabilis gewonnenen völlig übereinstimmt, stand zu erwarten bei

Hyacinthus.

Der Versuch begann auch am 7. Dezember 1912. Die Blätter treiben hier ebenfalls direkt aus der Zwiebel heraus. Im Laufe des Versuches mußte ich nun aber leider feststellen, daß ich Zwiebeln zweier verschiedener Varietäten bekommen hatte. Im Prinzip würde das freilich für meine Untersuchungen gleichgültig gewesen sein, wenn sich nicht plötzlich herausgestellt hätte, daß beide Varietäten sich im Dunkeln ganz verschieden verhalten. Die eine Varietät entwickelte nämlich, wie es zunächst auch zu erwarten war und auch von Massart[1]) angegeben wird, im Dunkeln längere Blätter als am Licht. Die andere Varietät jedoch bildete kürzere Blätter, eine Erscheinung, die, wie ich nachträglich merkte, Jost[2]) für Hyacinthus als allgemeingültig annimmt. Da ich leider nur sehr wenig Material zur Verfügung hatte und mir auch keines weiter beschaffen konnte, mußte ich es aufgeben, das Verhalten beider Varietäten zu verfolgen. Vermutlich werden sich die Blätter, die im Dunkeln länger als die normalen werden, so wie die Blätter von Narcissus incomparabilis verhalten, während die anderen ein Verhalten zeigen werden, wie wir es gleich kennen lernen werden für die Blätter von

Tulipa Gesneriana.

Die Zwiebeln waren ebenfalls seit Anfang November 1912 im Dunkeln und in der Kälte aufbewahrt worden. Sie wurden am 15. Januar zum Versuch verwendet.

Die Blätter, die ebenfalls linear sind, entspringen hier nicht direkt aus der Zwiebel, sondern sitzen am Blütenschaft, und zwar wird in jugendlichem Zustand das jüngere Blatt immer von dem vor-

---

[1]) Massart, Comment les plantes vivaces sortent de terre au printemps. Bulletin du jardin botanique de l'Etat à Bruxelles. 1902. p. 167.

[2]) Jost, a. a. O. S. 369.

hergehenden älteren Blatt umhüllt. Später erst streckt sich das zugehörige Internodium und hebt so das jüngere Blatt aus der Umhüllung des älteren, das sich inzwischen ausbreitet, empor.

Tabelle XXVIII.

Erstes Blatt von Tulipa Gesneriana.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt; Beginn des Versuches am 15. Januar 1913. Die Zwiebeln wurden in 4 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 15 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 19 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 26 Tage im Dunkeln
Nach 15 Tagen, am 30. I., ist die Länge d. Blattes	**126**	66 hat das Wachstum eingestellt, kommt		
die Breite d. Blattes	**28**	12 jetzt ans Licht		
Nach 19 Tagen, am 3. II., ist die Länge d. Blattes	**161**	**88** vollkommen ergrünt	99 hat das Wachstum eingestellt, kommt	
die Breite d. Blattes	**35**	**21**	25 jetzt ans Licht	
Nach 26 Tagen, am 10. II., ist die Länge d. Blattes	**191**	**115**	**143** vollkommen ergrünt	85 hat das Wachstum eingestellt, kommt
die Breite d. Blattes	**36**	**27**	**33**	22 jetzt ans Licht
Nach 37 Tagen, am 21. II., ist die Länge d. Blattes	**194**	**119**	**146**	ist, ohne zu ergrünen und ohne zu wachsen, abgestorben
die Breite d. Blattes	**36**	**27**	**33**	

Tabelle XXIX.

Zweites Blatt von Tulipa Gesneriana.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt; Beginn des Versuches am 15. Januar 1913. Die Zwiebeln wurden in 4 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 15 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 19 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 26 Tage im Dunkeln
Nach 15 Tagen, am 30. I., ist die Länge d. Blattes	**103**	53 hat das Wachstum noch nicht eingestellt, kommt jetzt		
die Breite d. Blattes	**16**	11 ans Licht		
Nach 19 Tagen, am 3. II., ist die Länge d. Blattes	**133**	**71** vollkommen ergrünt	80 hat das Wachstum eingestellt, kommt jetzt	
die Breite d. Blattes	**19**	**16**	20 ans Licht	

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 15 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 19 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 26 Tage im Dunkeln
Nach 26 Tagen, am 10. II., ist die Länge des Blattes . . .	**137**	**94**	**123** vollkommen ergrünt	**82** hat das Wachstum eingestellt, kommt jetzt ans Licht
die Breite des Blattes	**22**	**19**	**23**	**19**
Nach 37 Tagen, am 21. II., ist die Länge des Blattes . . .	**139**	**94**	**131**	**98** vollkommen ergrünt
die Breite des Blattes	**22**	**19**	**23**	**21**

Das Verhalten der Blätter von Tulipa Gesneriana weicht somit von dem der anderen linearen Monokotylenblätter ab. Die Blätter bleiben im Dunkeln, ebenso wie es für die eine Varietät von Hyacinthus angegeben wurde, wesentlich kürzer als am Licht. Die Breite ist auch geringer.

Späterhin, am Licht, nehmen die Blätter das Wachstum wieder auf, vermögen aber weder normale Länge noch normale Breite zu erzielen. Je nach einem gewissen Alter vermag das Blatt am Licht überhaupt nicht mehr zu ergrünen noch wieder zu wachsen.

Die Blätter von Tulipa Gesneriana verhalten sich somit den einfachen Dikotylenblättern ganz ähnlich. Offenbar wird das mit dadurch bedingt, daß auch die Internodien beim Etiolement dieselben Erscheinungen zeigen wie die dikotyler Pflanzen, d. h. daß sie im Dunkeln bedeutend länger werden als am Licht, während sonst die Internodien der Monokotyledonen im Dunkeln gestaucht bleiben. Die folgenden Tabellen zeigen das Verhalten der Internodien bei dem Versuch.

Tabelle XXX.

Erstes Internodium von Tulipa Gesneriana.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 15. Januar 1913. Die Zwiebeln wurden in 4 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 15 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 19 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 26 Tage im Dunkeln
Nach 15 Tagen, am 30. I., ist die Länge des Internodiums	**8**	**34** kommt jetzt ans Licht		
Nach 19 Tagen, am 3. II., ist die Länge des Internodiums	**20**	**38**	**102** kommt jetzt ans Licht	
Nach 26 Tagen, am 10. II., ist die Länge des Internodiums	**26**	**39**	**102**	113

Tabelle XXXI.

Zweites Internodium von Tulipa Gesneriana.

Alle Maßangaben in Millimetern; die Angaben für die am Licht befindlichen Exemplare sind fettgedruckt. Beginn des Versuches am 15. Januar 1913. Die Zwiebeln wurden in 4 Töpfe gepflanzt. Davon ist

	Nr. 0 normal. Vergl.-Expl.	Nr. 1 bleibt 15 Tage im Dunkeln	Nr. 2 bleibt 19 Tage im Dunkeln	Nr. 3 bleibt 26 Tage im Dunkeln
Nach 15 Tagen, am 30. I., ist die Länge des Internodiums	**10**	**14** (kommt jetzt ans Licht)		
Nach 19 Tagen, am 3. II., ist die Länge des Internodiums	**17**	**21**	**40** (kommt jetzt ans Licht)	
Nach 26 Tagen, am 10. II., ist die Länge des Internodiums	**18**	**22**	**40**	54

Die überverlängerten Internodien stellen also, sobald sie ans Licht kommen, das Wachstum ein, genau so wie die vorher besprochenen linearen Monokotylenblätter und die Blattstiele von Oxalis Deppei und Arum italicum.

Wahrscheinlich verhält sich bei Tulipa die Sache ähnlich wie bei Hyacinthus, daß nämlich je nach der Varietät oder Art die Pflanze im Dunkeln längere oder kürzere Blätter und bei Tulipa dementsprechend auch kürzere oder längere Internodien entwickelt.

Allgemeine Betrachtungen.

Aus den Versuchen geht deutlich hervor, daß die Blätter dikotyler wie monokotyler Pflanzen alle das Bestreben haben, nach dem Etiolement möglichst noch normale Form und Größe anzunehmen. Die dikotylen Blätter nehmen nach dem Beleuchtungswechsel das Wachstum wieder auf und wachsen weiter. Die monokotylen Blätter können natürlich ihre Länge nicht auf die normale reduzieren. Sie stellen aber das Längenwachstum sofort ein und suchen nur noch normale Breite zu gewinnen. Doch sind allen Blättern in ihren Bestrebungen Grenzen gesetzt. Das gilt vor allem für die Blätter der dikotylen Pflanzen.

Wir haben gesehen, daß bei den angestellten Versuchen auch nicht in einem einzigen Falle das etiolierte Blatt am Licht noch vollkommen normale Größe und Form erreicht hat, daß vielmehr die Abweichung von der normalen Form um so größer ist, je länger das Etiolement gedauert hat, und daß es schließlich eine Grenze gibt, jenseits der überhaupt keine Wiederaufnahme des Wachstums erfolgt.

Vergleichen wir nun einmal die gewonnenen Resultate mit den auf die Blätter, und zwar nur auf die Blätter dikotyler Pflanzen, bezüglichen Angaben Ricômes. Wie oben erwähnt, sagt Ricôme zunächst ganz allgemein:

1. Die etiolierten Blätter wachsen am Licht entweder überhaupt nicht weiter, oder aber
2. sie wachsen weiter, erreichen jedoch nicht normale Größe, oder aber
3. sie wachsen weiter und erreichen größere Dimensionen als die normalen.

Die ersten beiden Punkte, auf die übrigens Ricôme nirgends näher eingegangen ist, finden durch meine Untersuchungen volle Bestätigung. Anders ist es mit Punkt 3. Ricôme[1]) hat bei Solanum tuberosum, Ervum Lens, Faba vulgaris und Ricinus communis größere Dimensionen der etioliert gewesenen Blätter gefunden und zieht daraus seine Schlüsse. Ich habe diese Erscheinung nur einmal, und auch da nur sehr wenig hervortretend, gefunden, nämlich bei Solanum tuberosum, aber auch nur bei der Endfieder. Sonst ist mir dieser Fall nie begegnet, auch nicht bei Ervum Lens! Für Solanum tuberosum gibt Ricôme allerdings an, daß es sich hier um Blätter handelt, „qui sont nées soit à l'obscurité, soit à la lumière, vers le moment du changement de conditions". Ob es sich bei den anderen Pflanzen auch um Blätter handelt, die zur Zeit des Beleuchtungswechsels entstanden sind, geht aus Ricômes Beschreibung nicht hervor. Ich möchte es aber fast annehmen. Ich meine nun, daß man in diesem Falle nie mit positiver Gewißheit von wirklich etioliert gewesenen Blättern sprechen kann, selbst dann nicht, wenn die Blätter tatsächlich noch in der Dunkelheit den Anfang ihrer Entwicklung genommen haben. Denn das würde zunächst noch keine wesentliche Abweichung von der normalen Entwicklung des Blattes ergeben, da diese sich doch bekanntlich in ihren ersten Stadien innerhalb der Knospe auch in mehr oder minder vollkommener Dunkelheit vollzieht. Ich glaube deshalb, daß wir es bei den Blättern, die Ricôme hauptsächlich beschreibt, gar nicht mit wirklich etioliert gewesenen Blättern zu tun haben, sondern vielleicht mit Schattenblättern im Stahlschen Sinne[2]). Die Pflanzen sind aus dem Dunkeln nicht direkt in volles Licht, sondern zunächst in einen halbhellen Raum gekommen. Dort haben diese Blätter vielleicht ihre Hauptentwicklung genommen und so diese Dimensionen erreicht. Freilich würde dieser Ansicht der Umstand widersprechen, daß diese Blätter auch größere Dicke als die normalen

[1]) Ricôme, a. a. O. S. 38 u. 39. [2]) Stahl, a. a. O.

haben, was bei den Stahlschen Schattenblättern gerade umgekehrt ist[1]). An sich wäre es ja zu verstehen, daß die Pflanze, die im Dunkeln nicht assimilieren konnte, sobald sie ans Licht kommt, rasch möglichst große Assimilationsflächen zu erlangen sucht und deshalb die ersten hier entstehenden Blätter größer ausbildet. Doch habe ich außer bei Solanum tuberosum dies Verhalten bei keiner Pflanze bemerkt.

Die von mir beobachteten Erscheinungen sind Ricôme offenbar vollkommen entgangen. Denn abgesehen von der oben erwähnten allgemeinen Bemerkung ist sonst nichts zu finden. Vor allem hat er es unterlassen, näher auf die Wachstumsverhältnisse der einzelnen Organe, vor allem auf die Wachstumsverteilung einzugehen. Er erwähnt nur die „Dauer der Wachstumsfähigkeit" und sucht diese bei seinen Erklärungen mit hereinzuziehen. Dadurch aber, daß er eben die Wachstumsverhältnisse übersehen hat, ist er sicherlich zu der von ihm gegebenen, meines Erachtens irrigen Erklärung gekommen.

Ricôme schreibt (S. 121): „Les feuilles, nées à l'obscurité et capables de croissance après le transport de la plante à la lumière, ainsi que les feuilles nées à la lumière peuvent devenir plus grandes qu'à l'état normal, quand les réserves ne font pas défaut."

Weiter unten steht dann (S. 135):

„Il existe pour chaque organe (entrenœud ou feuille) un espace de temps limité durant lequel s'effectue la croissance: si la croissance est lente, l'organe reste petit; si elle est rapide, l'organe devient grand. Au delà de cette limite de temps, la croissance n'est plus possible. Il y a aussi une capacité de différenciation d'une durée limitée et plus ou moins en relation avec la capacité de croissance.

Les entrenœuds et les feuilles qui ont épuisé à l'obscurité leur faculté de croissance, ne s'accroissent pas après le retour aux conditions normales: les entrenœuds ne s'allongent plus, les feuilles restent petites. Ceux qui n'avaient pas épuisé cette capacité au moment du transport à la lumière, continuent à grandir (les entrenœuds, plus lentement, les feuilles, plus rapidement, probablement à cause du phénomène de la transpiration). Les feuilles qui ne disposent que d'une faible durée de capacité de croissance, n'atteignent pas les dimensions et la différenciation normales. Lorsque, au contraire, cette durée est grande, la feuille atteint et dépasse, à cause de la transpiration, les dimensions normales; elle acquiert une haute différenciation."

Ricôme bringt also zwei völlig verschiedene Erklärungen für das Verhalten der Blätter. Einmal macht er es abhängig von dem

[1]) Stahl, a. a. O. S. 182.

Vorhandensein von Reservestoffen, das andere Mal von der Dauer der Wachstumsfähigkeit. Ob er beide Erklärungen in ursächlichen Zusammenhang miteinander gebracht wissen will, nämlich so, daß ein mehr oder minder großer Vorrat an Reservestoffen auch eine mehr oder minder lange Dauer der Wachstumsfähigkeit der einzelnen Organe bedingt, geht aus seiner Arbeit nicht hervor.

Schließlich schreibt Ricôme auch der Transpiration einen großen Einfluß zu (S. 132).

Die Transpiration war zur Erklärung der Erscheinungen des Etiolements schon von Palladin herangezogen worden[1]). Er meinte, das Verhalten der Internodien und Blätter lediglich auf die im Licht und in der Dunkelheit verschieden starke Transpiration und auf das „Verhältnis der durch die Blätter transpirierten Wassermenge zu derjenigen, welche durch den Stengel transpiriert wird", zurückführen zu können.

Die Versuche Wiesners[2]), der Pflanzen im absolut feuchten Raume und bei normaler Beleuchtung oder im Dunkeln in mehr oder minder feuchten Räumen kultivierte, haben jedoch ergeben, daß die Transpiration durchaus nicht als alleiniger oder maßgebender Faktor hier in Betracht kommt. Wiesner zeigt vor allem, wie früher schon Sorauer[3]) und nach ihm Lothelier[4]) und Eberhardt[5]), daß auch die Feuchtigkeitsverhältnisse der Luft für die Gestaltung der Organe von Einfluß sind.

Übrigens ist Palladin[6]) selbst später etwas anderer Meinung, indem er nämlich „den Mangel an Wasser, das geringe Verhältnis mineralischer Substanz und die Abwesenheit von Kohlehydraten als die drei Ursachen des Kleinbleibens etiolierter Blätter" bezeichnet und es ferner dahingestellt sein läßt, ob nicht außerdem noch andere Faktoren mit im Spiele sind.

---

[1]) Palladin, Transpiration als Ursache der Formänderung etiolierter Pflanzen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 8. 1890. S. 364.

[2]) Wiesner, Formänderungen von Pflanzen bei Kultur im absolut feuchten Raume und im Dunkeln. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 9. S. 46.

[3]) Sorauer, Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit. Bot. Ztg. Bd. 36. 1878. S. 1.

[4]) Lothelier, Recherches sur les plantes à piquants. Revue générale de botanique. Bd. V. 1893. S. 480.

[5]) Eberhardt, Actions de l'air sec et de l'air humide sur les végétaux. Comptes rendus des séances de l'académie des sciences. Bd. 31. 1900. S. 193. Influence du milieu sec et du milieu humide sur la structure des végétaux. Ebenda. S. 513.

[6]) Palladin, Recherches sur la respiration des feuilles vertes et des feuilles étiolées. Revue générale de botanique. Bd. V, 1893. S. 471.

Auf den Mangel an Wasser weist auch Mer[1]) hin. Er meint, die Blätter bleiben im Dunkeln klein, weil sie nicht genügend ernährt werden, weil sie im Dunkeln nicht genug Anziehungskraft auf das Wasser und die plastischen Stoffe ausüben und endlich weil sie nicht assimilieren.

Daß der letztere Punkt aber nur sehr wenig in Betracht kommt, beweist einmal die Tatsache, daß Blätter in kohlensäurefreier Luft normale Gestalt annehmen, wenn genug Reservestoffe da sind. Ferner lehren es die Versuche Batalins[2]), der an Pflanzen, die er täglich $1^1/_2$—3 Stunden belichtete, ohne daß jedoch die Blätter während dieser Zeit ergrünten und assimilierten, Blätter von nahezu normaler Größe erhielt. Ebenso erzielte Jost[3]) an keimenden, etiolierenden Feuerbohnen Blätter von normaler Größe dadurch, daß er zunächst die Spitze des Sprosses und dann alle auftretenden Vegetationspunkte entfernte. Die bereits gebildeten Blätter erreichten dadurch, ohne zu assimilieren, normale Dimensionen.

Damit, wie auch durch die Untersuchungen von Carl Kraus[4]), Vöchting[5]) u. a., ist zugleich auch die von Gregor Kraus[6]) ausgesprochene Meinung widerlegt. Gr. Kraus glaubte nämlich, das Blatt müsse sich selbst, d. h. durch seine eigenen Assimilationsprodukte, ernähren, könne sich folglich im Dunkeln nicht normal entwickeln, da dort die Assimilation unterbunden ist.

Die Ansicht, daß mangelhafte Ernährung das Kleinbleiben der Blätter verursache, ist schon von Sachs[7]) ausgesprochen und kehrt in mehreren späteren Arbeiten wieder, so bei Amelung[8]), Vogt[9]), Téodoresco[10]) und Dubbels[11]). Der Umstand aber, daß Kotyledonen, die reich an Nährstoffen sind, ebenfalls etiolieren und daß es ferner Pflanzen gibt, die auch im Dunkeln Blätter von nahezu normaler Größe erreichen, beweist die Unrichtigkeit dieser Ansicht.

---

[1]) Mer, Recherches sur les anomalies de dimensions des entrenœuds et des feuilles étiolées. Bull. de la société botanique de France. Bd. 22. 1875. S. 200.

[2]) Batalin, a. a. O. S. 675.

[3]) Jost, Über die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 27. 1895. S. 405.

[4]) C. Kraus, Über einige Beziehungen des Lichts zur Form- und Stoffbildung der Pflanzen. Flora 1878. S. 149.

[5]) Vöchting, Über die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit. Bot. Ztg. Bd. 49. 1891. S. 135 u. 136.

[6]) Gr. Kraus, Über die Ursachen der Formänderungen etiolierender Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 7. 1869/70. S. 213.

[7]) Sachs, a. a. O. [8]) Amelung, a. a. O. S. 206.

[9]) Vogt, a. a. O. [10]) Téodoresco, a. a. O. S. 380.

[11]) Dubbels, a. a. O.

Der Versuch Josts[1]), dem sich später Riehm[2]) anschließt, die Erscheinungen auf rein korrelative Wirkungen zurückzuführen, begegnet auch mannigfachen Schwierigkeiten. Godlewski[3]) hat schon nachgewiesen, daß die mit Reservestoffen reich versehenen Kotyledonen von Raphanus, auch wenn sie von der Pflanze isoliert, also den korrelativen Wirkungen entzogen werden, unter sonst günstigen Umständen nicht wachsen.

Schließlich sei hier noch Batalin[4]) erwähnt, der den Zellen ein Unvermögen, sich im Dunkeln zu teilen, zuschreibt. Prantl[5]) hat nachgewiesen, daß das irrig ist.

Durch meine Versuche bin ich selbst zu einer anderen Auffassung gekommen. Der Umstand nämlich, daß die Blätter, die im Dunkeln zu wachsen aufgehört haben, später am Licht das Wachtum wieder aufnehmen, führt wohl ohne weiteres zu der Annahme hin, daß wir es hier mit einer Reizwirkung des Lichtes zu tun haben. Denn der Einwand, daß etwa das Wiederaufnehmen des Wachstums eine Folge der Assimilation und der dadurch bedingten reicheren Ernährung sei, ist hinfällig. Einmal waren in den meisten Fällen Reservestoffe in Menge vorhanden, die, wenn nur das Wachstumsbestreben im Blatte vorhanden gewesen wäre, leicht hätten verwendet werden können[6]), andererseits wurden Blätter erzielt, die am Licht wohl noch ergrünen und assimilieren, keineswegs aber sich entfalten und wieder wachsen konnten, offenbar, weil sie die Wachstumsfähigkeit verloren hatten. Es ist deshalb auch die Ansicht Bertholds[7]) irrig, „das Licht sei nur für die Ausbildung des Chlorophyllfarbstoffes und für die letzte Ausgestaltung des Gewebes im Mesophyll selber notwendig".

Überdies sind ja auch eine ganze Anzahl anderer Fälle bekannt, wo das Licht zum Wachsen unbedingt erforderlich ist, somit als Wachstumsreiz wirkt. Nach Laage[8]), Leitgeb[9]) und

---

[1]) Jost, a. a. O.

[2]) Riehm, Beobachtungen an isolierten Blättern. Zeitschr. f. Naturwissenschaften. Bd. 77. 1904. S. 302.

[3]) Godlewski, a. a. O. S. 102.

[4]) Batalin, a. a. O. S. 675.

[5]) Prantl, Über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Blätter. Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. 1874. S. 384.

[6]) Vgl. Pfeffer, a. a. O. S. 113.

[7]) Berthold, Untersuchungen zur Physiologie der Pflanzenorganisation. II. Teil. Leipzig 1904. S. 187.

[8]) Laage, Bedingungen der Keimung von Farn- und Moossporen. Bot. Zentralbl. Beiheft 1907.

[9]) Leitgeb, Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wiss. Jahrg. 1876. Mathem.-naturw. Kl. Bd. 74. Abt. 1. Heft 3.

Borodin[1]) bedürfen die Sporen verschiedener Moose und Farne zur Keimung unbedingt des Lichtes. Ebenso verhält es sich mit vielen Samen[2]), wie z. B. denen einiger Saxifragaceen, Campanulaceen, Droseraceen usw. Die Winterknospen von Hydrocharis morsus ranae keimen auch nur am Licht[3]). Die Brutknospen von Marchantia entwickeln im Dunkeln keine Sprosse[4]). Nach Jost[5]) treiben die Knospen verdunkelter Buchenzweige nicht aus, usw. All dies bestärkt aber die Annahmen, daß das Licht zur Entfaltung und Entwicklung des Blattes als auslösender Faktor notwendig sein kann!

Diese Ansicht ist keineswegs neu. Schon Godlewski ist der Meinung, „daß das Licht eine Bedingung des normalen Wachstums der Blätter ist“[6]). Er widerlegt[7]) später auch die vielfach geäußerte Meinung[8]), daß man es in den Etiolierungserscheinungen mit krankhaften Zuständen zu tun habe.

Erst Frank[9]) jedoch spricht von „spezifisch verschiedenen Reizen,

---

[1]) Borodin, Über die Wirkung des Lichtes auf einige höhere Kryptogamen. Bull. de l'acad. des sciences de St. Pétersbourg. Bd. 12. 1868. S. 432.

[2]) Figdor, Über den Einfluß des Lichtes auf die Keimung der Samen einiger Gesneriaceen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 25. 1907. S. 582. — Wiesner, Über die Ruheperiode und über einige Keimungsbedingungen der Samen von Viscum album. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 15. 1897. S. 503. — Heinricher, Beeinflussung der Samenkeimung durch das Licht. Wiesner-Festschrift. Wien 1908. S. 263. — Kinzel, Über den Einfluß des Lichtes auf die Keimung. „Lichtharte Samen“. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 25. 1907. S. 269. — Kinzel, Lichtkeimung. Einige bestätigende und ergänzende Bemerkungen zu den vorläufigen Mitteilungen von 1907 u. 1908. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 26a. 1908. S. 631. — Kinzel, Lichtkeimung. Weitere bestätigende und ergänzende Bemerkungen zu den vorläufigen Mitteilungen von 1907 u. 1908. Ebenda. S. 654. — Kinzel, Lichtkeimung. Erläuterungen und Ergänzungen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 27. 1909. S. 536. — Lehmann, Zur Keimungsphysiologie und -biologie von Ranunculus sceleratus L. und einigen anderen Samen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 27. 1909. S. 476. — Lehmann, Neuere Untersuchungen über Lichtkeimung. Jahresber. d. Vereinigung f. angewandte Botanik. 8. Jahrg. 1910. S. 248.

[3]) Wisniewski, Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Winterknospen der Wasserpflanzen. Krakau 1912. Extrait du Bull. de l'Acad. des sciences de Cracovie. S. 1049.

[4]) Pfeffer, Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Arb. d. bot. Instituts in Würzburg. Bd. 1. 1874. S. 93.

[5]) Jost, Über den Einfluß des Lichtes auf das Knospentreiben der Rotbuche. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1894. S. 194.

[6]) Godlewski, a. a. O. S. 102.

[7]) Godlewski, Über die biologische Bedeutung der Etiolierungserscheinungen. Biolog. Zentralbl. Bd. 9. 1889—1890. S. 487.

[8]) Prantl, a. a. O. S. 386. — Rauwenhoff, Sur les causes des formes anomales des plantes qui croissent dans l'obscurité. Annales des sciences naturelles. 7. Série botanique. Bd. V. 1878. S. 313.

[9]) Frank, Lehrbuch der Botanik. Bd. 1. 1892. S. 397.

welche Licht und Dunkelheit auf die verschiedenen Organe ausüben". Ob die Dunkelheit wirklich als auslösender Reiz selber in Betracht kommt, möchte ich dahingestellt sein lassen. Ich glaube vielmehr, in den hier auftretenden Erscheinungen nur eine Folge des fehlenden Lichtreizes zu sehen.

Wie Frank, sieht auch Noll[1]) die Dunkelheit als einen Reiz an, „der gewissermaßen die Pflanze so wie den Menschen in einen gewissen Erregungszustand versetzt".

Schließlich hat Pfeffer[2]) klar und deutlich sich dahin ausgesprochen, „daß es sich bei dem Etiolement in erster Linie um eine Reizwirkung des Lichtes, aber nicht um einen durch Nahrungsmangel verursachten Erfolg handelt". Diese Meinung wird auch keineswegs durch die Versuche von Sachs, Amelung usw. widerlegt. Diese Versuche wurden so angestellt, daß die Pflanzen erst eine Zeitlang am Licht gezogen und dann nur ihre Endknospen in einen Dunkelraum eingeführt wurden. Es zeigte sich dann, daß die zunächst im Dunkeln entstehenden Blätter ziemlich bedeutende, mitunter fast normale Größe erreichten, daß die Größe der Blätter aber mit zunehmender Entfernung vom assimilierenden Pflanzenteil abnahm, nach Ansicht der genannten Autoren wegen ungenügender Ernährung. Sicher wird das zum Teil der Fall sein. Doch werden dabei auch noch anderweitige correlative Wirkungen in Betracht kommen, so auch die Reizwirkung des Lichtes, die sich bei den entfernteren Blättern weniger geltend macht.

Pfeffer haben sich dann in ihren Ansichten Mac Dougal[3]) und Fitting[4]) angeschlossen.

Natürlich ist klar, daß das Licht nicht selbst als gestaltender Faktor, sondern nur als auslösender Faktor in Betracht kommt. Wie die Reaktionskette von der Perzeption des Reizes an bis zur sichtbaren, formativen Wirkung verläuft, darüber läßt sich bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse nichts sagen. Die Ansicht, daß Unterschiede des Turgors eine vorwiegende Rolle spielen[5]), ist jedenfalls klar widerlegt[6]). Wahrscheinlich ruft das Licht im Blatt chemische Veränderungen

---

[1]) Noll, Über das Etiolement der Pflanzen. Sitz.-Ber. d. Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde. 1901. S. 60 u. 61.

[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. Bd. Leipzig 1904. S. 114.

[3]) Mac Dougal, The Influence of Light and Darkness upon Growth and Development. Memoirs of the New York Botanical Garden. Bd. II. 1903. S. 285 ff.

[4]) Fitting, Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiolement. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 45. 1908. S. 124.

[5]) de Vries, Über die Bedeutung der Pflanzensäuren für den Turgor der Zellen. Bot. Ztg. Bd. 37. 1879. S. 852.

[6]) Godlewski, Über die Beeinflussung des Wachstums der Pflanzen durch äußere Faktoren. Anzeiger d. Akad d. Wissenschaften in Krakau. 1890. S. 166. —

irgendwelcher Art hervor[1]), die dann die formativen Änderungen bewirken. So nimmt auch Lehmann[2]) an, daß das Licht in den Samen, die nur bei Beleuchtung keimen, „irgendwelche chemische Umsetzungen auslöst oder hemmt und dadurch seinen Einfluß ausübt".

Eine Beobachtung, die mit den von mir gemachten in engem Zusammenhange steht, hat übrigens schon Detmer[3]) gemacht. Er unterwarf etiolierte Keimpflanzen von Phaseolus und Cucurbita einer intermittierenden Beleuchtung von mehreren Stunden. Es zeigte sich dann, daß die Blätter sich daraufhin im Dunkeln flach ausbreiteten, was durch stärkeres Wachstum der Blattoberseite bedingt wurde. Die Blätter waren dabei nicht ergrünt und vermochten also auch nicht zu assimilieren. Detmer meint, daß diese Erscheinung nur durch die „Lichtwirkung" ermöglicht werde; er bezeichnet sie deshalb als Photoepinastie. Er hat auch beobachtet, daß diese Entfaltung der Blätter, d. h. das Hervorrufen des verstärkten Wachstums der Blattoberseite abhängig ist vom Alter der Pflanze. Je älter das etiolierte Blatt, desto langsamer die Entfaltung, desto „schwieriger zugleich der Ergrünungsprozeß der Blätter".

Ein weiteres Analogon zu meinen Versuchen findet man vor allem auch bei Gräntz[4]). Während es sich bei mir um normale Ausbildung der Blätter handelt, kommt bei Gräntz das normale Fruktifizieren, die Köpfchenbildung einiger Pilze in Frage. Gräntz stellt fest (S. 8), daß Pilobolus microsporus, im Dunkeln kultiviert, keine Köpfchen bildet. Werden die Kulturen später ans Licht gebracht, so bilden die Fruchtträger auch noch ihre Köpfchen aus, die dann freilich oft wesentlich kleiner sind als die normalen. Besonders interessant ist aber, daß Gräntz diese Köpfchenbildung auch durch nur vorübergehende Beleuchtung erzielte. So genügte mitunter schon eine Beleuchtung von 15 Minuten, um die Köpfchenbildung zu induzieren.

Godlewski, Die Art und Weise der wachstumsretardierenden Lichtwirkung und die Wachstumstheorien. Ebenda. S. 286. — Pfeffer, a. a. O. S. 116.

[1]) Vgl. de Candolle, Physiologie végétale. Bd. 3. Paris 1832. S. 1075. — Rauwenhoff, a. a. O. S. 312. — Vines, The Influence of Light upon the Growth of Leaves. Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. 1882. S. 126. — Palladin, Eiweißgehalt der grünen und etiolierten Blätter. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 9. 1891. S. 194. — Palladin, Ergrünen und Wachstum der etiolierten Blätter. Ebenda. S. 229. — Büsgen, Beobachtungen über das Verhalten des Gerbstoffes in den Pflanzen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaften. Bd. 24. 1890. S. 19. — Kühlhorn, Beiträge zur Kenntnis des Etiolements. Inaug.-Diss. Göttingen 1904.

[2]) Lehmann, a. a. O. S. 254.

[3]) Detmer, Über Photoepinastie der Blätter. Bot. Ztg. Bd. 40. 1882. S. 787. — Detmer, Über Photoepinastie der Blätter. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 16. 1883. Sitzungsberichte. S. 24.

[4]) Gräntz, a. a. O.

Ich versuchte nun festzustellen, ob die Wiederaufnahme des Wachstums der Blätter ebenfalls durch intermittierende Beleuchtung induziert werden könne. Wie bereits oben erwähnt, hatte Batalin nahezu normale Größe der Blätter dadurch zu erzielen vermocht, daß er die Pflanzen täglich einer 1½- bis 3stündigen Belichtung aussetzte, wobei die Blätter aber nicht ergrünt waren. Offenbar hat es sich hier aber und bei allen später ausgeführten ähnlichen Versuchen stets um Blätter gehandelt, die bei Beginn des Versuches ihr Wachstum noch nicht eingestellt hatten. Hier ist das an sich noch im Blatt vorhandene Wachstumsbestreben durch den intermittierenden Lichtreiz immer gestärkt worden. Anders liegen aber die Verhältnisse, wenn das Blatt bereits sein Wachstum eingestellt hat. Da gelang es mir wenigstens in keinem Falle, weder durch einmalige längere (24 oder 48 Stunden) noch durch mehrmalige kürzere (täglich 2—3 Stunden) Beleuchtung, das Wachstum im Blatt wieder hervorzurufen, es war denn, daß das Blatt noch verhältnismäßig jung war und infolgedessen innerhalb 48 Stunden bereits voll ergrünt war. Ich mußte daher weitere Versuche in dieser Richtung aufgeben.

Zum Schluß sei noch kurz auf einige aus der Literatur bekannte Tatsachen hingewiesen, die ebenfalls zeigen, daß bereits sistiertes Wachstum durch irgendwelche Faktoren wieder angeregt wird. So strecken sich abgeschnittene Sprosse von Ceratophyllum demersum und Myriophyllum spicatum, sobald sie ins Dunkle gebracht werden[1]). Das Scheitelwachstum von Phyllocactus wird, wenn es am Licht eingestellt ist, durch Verdunkeln wieder angeregt[2]). Nach Goebel[3]) nehmen die Ausläufer von Adoxa das Wachstum wieder auf, wenn man sie aus der Erde ans Licht bringt. Zuletzt seien noch die Versuche Riehms[4]) erwähnt, der an abgeschnittenen Blättern von Beta neues Wachstum erzielt, wenn er sie injiziert und in Wasser stellt.

Zusammenfassung der Resultate.

Aus den vorliegenden Untersuchungen seien am Schluß folgende Punkte nochmals kurz hervorgehoben:

1. Die im Dunkeln kleinbleibenden Blätter können durch das Licht zum Teil zu neuem Wachstum angeregt werden.

---

[1]) Möbius, Über einige an Wasserpflanzen beobachtete Reizerscheinungen. Biolog. Zentralbl. Bd. 15. 1895. S. 1 und S. 13.

[2]) Pfeffer, a. a. O. S. 106.

[3]) Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig u. Berlin 1908. S. 107.

[4]) Riehm, a. a. O. S. 313.

2. Das Wiederaufnehmen des Wachstums hängt vom Alter des etiolierten Blattes ab. Je älter das Blatt, um so geringeres Wachstum.

3. Im allgemeinen wächst dann der Teil am stärksten, der in der Entwicklung der jüngste ist, bezüglich das Wachstum am längsten beibehält.

4. Es gibt eine gewisse Grenze, jenseits welcher das Blatt das Wachstum nicht wieder aufzunehmen vermag.

5. Dadurch, daß das Blatt nur immer in bestimmten Teilen wieder wächst, wird eine abnormale Blattform hervorgerufen. Die einfachen Blätter mit basipetaler Entwicklung erreichen relativ größere Breite. Bei den zusammengesetzten Blättern bleiben die in der Entwicklung älteren Teile den jüngeren gegenüber in ihrer Ausbildung zurück; das gesamte Blatt erlangt nicht die normale Differenzierung.

6. Das Ergrünen des Blattes und das Wiederaufnehmen des Wachstums sind zwei vollkommen getrennte Dinge. Doch geht stets das Ergrünen der Wiederaufnahme des Wachstums voraus. Es braucht aber keineswegs mit dem Ergrünen eine Wiederaufnahme des Wachstums verbunden zu sein.

7. Die parallelnervigen Blätter der Monokotyledonen stellen im allgemeinen, wenn sie aus dem Dunkeln ans Licht gebracht werden, ihr Längenwachstum ein und suchen nur noch nahezu normale Breite zu erreichen.

Vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Leipzig angefertigt. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Pfeffer, für das rege Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Ferner möchte ich den Herren Dr. Giessler und Privatdozent Dr. Buder für freundliche Ratschläge meinen besten Dank sagen.

Literaturnachweis.

Amelung, E., Über Etiolement. Flora 1894. S. 204.

Batalin, A., Über die Wirkung des Lichtes auf die Entwicklung der Blätter. Bot. Ztg. Bd. 29. 1871. S. 669.

Berthold, Untersuchungen zur Physiologie der Pflanzenorganisation. II. Teil. Leipzig 1904.

Borodin, Über die Wirkung des Lichtes auf einige höhere Kryptogamen. Bull. de l'Acad. des sciences de St. Pétersbourg. Bd. XII. 1868. S. 234.

Büsgen, M., Beobachtungen über das Verhalten des Gerbstoffes in den Pflanzen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaften. Bd. 24. 1890. S. 11.

De Candolle, Physiologie végétale. Bd. III. 1832.

Detmer, W., Über Photoepinastie der Blätter. Bot. Ztg. Bd. 40. 1882. S. 787.

— Über Photoepinastie der Blätter. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 16. 1883. Sitzungsberichte. S. 24.

Dubbels, H., Über den Einfluß der Dunkelheit auf die Ausbildung der Blätter und Ranken einiger Papilionaceen. Inaug.-Diss. Kiel 1904.

Eberhardt, M., Actions de l'air sec et de l'air humide sur les végétaux. Comptes rendus des séances de l'académie des sciences. Bd. 31. 1900. S. 193.

— Influence du milieu sec et du milieu humide sur la structure des végétaux. Ebenda. S. 513.

Eichler, A. W., Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblattbildungen. Inaug.-Diss. Marburg 1861.

Figdor, W., Über den Einfluß des Lichtes auf die Keimung der Samen einiger Gesneriaceen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 25. 1907. S. 582.

Fitting, H., Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiolement. Jahrb f. wiss. Botanik. Bd. 45. 1908. S. 83.

Frank, A. W., Lehrbuch der Botanik. Bd. 1. 1892.

Godlewski, E., Zur Kenntnis der Ursachen der Formänderung etiolierter Pflanzen. Bot. Ztg. Bd. 37. 1879. S. 81.

— Über die biologische Bedeutung der Etiolierungserscheinungen. Biolog. Zentralbl. Bd. 9. 1889/90. S. 481.

— Über die Beeinflussung des Wachstums der Pflanzen durch äußere Faktoren. Anzeiger der Akad. d. Wiss. in Krakau. 1890. S. 166.

— Die Art und Weise der wachstumsretardierenden Lichtwirkung und die Wachstumstheorie. Ebenda. S. 286.

Goebel, K., Organographie der Pflanzen. 1893.

— Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig u. Berlin 1908.

Gräntz, F., Über den Einfluß des Lichtes auf die Entwicklung einiger Pilze. Inaug.-Diss. Leipzig 1898.

Heinricher, E., Beeinflussung der Samenkeimung durch das Licht. Wiesner-Festschrift. Wien 1908. S. 263.

Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868.

Jost, Über den Einfluß des Lichtes auf das Knospentreiben der Rotbuche. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1894. S. 194.

— Über die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit. Jahrb. d. wiss. Bot. Bd. 27. 1895. S. 403.

— Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Jena 1908.

Kinzel, W., Über den Einfluß des Lichtes auf die Keimung. „Lichtharte" Samen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 25. 1907. S. 269.

— Lichtkeimung, einige bestätigende und ergänzende Bemerkungen zu den vorläufigen Mitteilungen von 1907 und 1908. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 26a. 1908. S. 631.

— Lichtkeimung, weitere bestätigende und ergänzende Bemerkungen zu den vorläufigen Mitteilungen von 1907 und 1908. Ebenda S. 654.

— Lichtkeimung, Erläuterungen und Ergänzungen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 27. 1909. S. 536.

Kraus, Carl, Pflanzenphysiologische Untersuchungen VI. Wachstum und Chlorophyllbildung. Flora 1875. S. 346.

— Über einige Beziehungen des Lichts zur Form- und Stoffbildung der Pflanzen. Flora 1878. S. 145.

Kraus, Gregor, Über die Ursachen der Formänderungen etiolierender Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 7. 1869—1870. S. 209.

Kühlhorn, Fr., Beiträge zur Kenntnis des Etiolements. Inaug.-Diss. Göttingen 1904.

Laage, Bedingungen der Keimung von Farn- und Moossporen. Bot. Zentralbl. Bd. 21. 1907. Beiheft.

Lehmann, E., Zur Keimungsphysiologie und -biologie von Ranunculus sceleratus L. und einigen anderen Samen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 27. 1909. S. 476.

— Neuere Untersuchungen über Lichtkeimung. Jahresber. d. Vereinigg. f. angew. Botanik. 8. Jahrg. 1910. S. 248.

Leitgeb, Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Jahrg. 1876. Mathem.-naturw. Kl. Bd. 74. Abt. I. Heft 3.

Lothelier, M. A., Recherches sur les plantes à piquants. Revue générale de botanique. Bd. V. 1893. S. 480.

Mac Dougal, The influence of Light and Darkness upon Growth and Development. Memoirs of the New York Botanical Garden. Bd. II. 1903.

Massart, J., Comment les plantes vivaces sortent de terre au printemps. Bull. du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles. 1902.

Mer, E., Recherches sur les anomalies de dimensions des entre-nœuds et des feuilles étiolées. Bull. de la société botanique de France. Bd. 22. 1875. S. 190.

Möbius, M., Über einige an Wasserpflanzen beobachtete Reizerscheinungen. Biolog. Zentralbl. Bd. 15. 1895. S. 1.

Münter, F., Beobachtungen über das Wachstum verschiedener Pflanzenteile. Bot. Ztg. Bd. 1. 1843. S. 69.

Noll, Über das Etiolement der Pflanzen. Sitz.-Ber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde. 1901. S. 55.

Palladin, W., Transpiration als Ursache der Formänderung etiolierter Pflanzen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 8. 1890. S. 364.

— Eiweißgehalt der grünen und der etiolierten Blätter. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 9. 1891. S. 194.

— Ergrünen und Wachstum der etiolierten Blätter. Ebenda. S. 229.

— Recherches sur la respiration des feuilles vertes et des feuilles étiolées. Revue générale de botanique. Bd. V. 1893. S. 449.

Pfeffer, W., Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. 1874. S. 77.

— Pflanzenphysiologie. Bd. II. Leipzig 1904.

Prantl, H., Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Blätter. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. 1874. S. 371.

— Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter, insbes. der Dikotylen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 1. 1883. S. 280.

Rauwenhoff, P., Sur les causes des formes anomales des plantes qui croissent dans l'obscurité. Annales des sciences naturelles. 7. Serie. Botanique. Bd. V. 1878. S. 267.

Ricôme, H., Sur le développement des plantes étiolées ayant reverdi à la lumière. Comptes rendus. Bd. 31. 1900. S. 1251.

— Action de la lumière sur des plantes préalablement étiolées. Revue générale de botanique. Bd. 14. 1902. S. 26.

Riehm, E., Beobachtungen an isolierten Blättern. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 77. 1904. S. 311.

Sachs, J., Über den Einfluß des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane. Bot. Ztg. Bd. 21. 1863. Beil. z. Nr. 31/33.

— Wirkung des Lichts auf die Blütenbildung unter Vermittlung der Laubblätter. Bot. Ztg. 1865. S. 117.

— Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig 1874.

— Gesammelte Abhandl. über Pflanzenphysiologie. I. Bd. Leipzig 1892.

Schumann, Praktikum für morphologische und systematische Botanik. Jena 1904.

Sonntag, P., Über Dauer des Scheitelwachstums und Entwicklungsgeschichte des Blattes. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 18. 1887. S. 236.

Sorauer, P, Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit. Bot. Ztg. Bd. 36. 1878. S. 1.

Stahl, E., Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 16. 1883. S. 162.

Stebler, W. G., Untersuchungen über das Blattwachstum. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 11. 1878. S. 47.

Téodoresco, E. C., Action indirecte de la lumière sur la tige et les feuilles. Revue générale de botanique. Bd. XI. 1899. S. 369.

Vines, H., The Influence of Light upon the Growth of Leaves. Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg. Bd. 2. 1882. S. 114.

Vöchting, Über die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit. Bot. Ztg. Bd. 49. 1891. S. 113.

Vogt, C., Über Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit. Inaug.-Diss. Erlangen 1898.

De Vries, H., Über die Bedeutung der Pflanzensäuren für den Turgor der Zellen. Bot. Ztg. Bd. 37. 1879. S. 852.

Wiesner, J., Formänderungen von Pflanzen bei Kultur im absolut feuchten Raume und im Dunkeln. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 9. 1891. S. 46.

— Über die Ruheperiode und über einige Keimungsbedingungen der Samen von Viscum album. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 15. 1897. S. 503.

Wisniewski, P., Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Winterknospen der Wasserpflanzen. Krakau 1912. Extrait du Bull. de l'acad. des sciences de Cracovie.

Lebenslauf.

Ich, Horst Erich Schönfeld, evangelisch-lutherischer Konfession, wurde am 25. November 1890 als Sohn des Gärtnereibesitzers Gustav Schönfeld in Borna geboren. Von Ostern 1897 bis Ostern 1901 besuchte ich die Übungsschule des Königl. Lehrerseminars und von da ab das Königl. Realgymnasium zu Borna, das ich Ostern 1910 nach bestandener Reifeprüfung verließ. Ich widmete mich sodann an der Universität Leipzig dem Studium der Naturwissenschaften. Ich besuchte hier die Vorlesungen und Praktika der Herren Professoren:

Barth, Chun, Credner, Hantzsch, Held, Jungmann, Miehe, Nathanson, Pfeffer, Rinne, Schaefer, Spalteholz, Volkelt, Wagner, Wiener, Woltereck, Wundt.